Ludwig von Bertalanffy

les problèmes de la vie

essai sur la pensée biologique moderne

AUX FRONTIÈRES DE LA SCIENCE



GALLIMARD

les problèmes de la vie

AUX FRONTIÈRES DE LA SCIENCE

Collection dirigée par Marcelle de Jouvenel
et Rémy Chauvin



Précédemment parus :

Roger Godel : *Vie et rénovation.*

Hubert Larcher : *Le sang peut-il vaincre la mort?*

Edmund W. Sinnott : *La biologie de l'esprit.*

Hugues Destrem : *A la conquête du troisième âge.*

Charles-Noël Martin : *Les vingt sens de l'homme devant l'inconnu.*

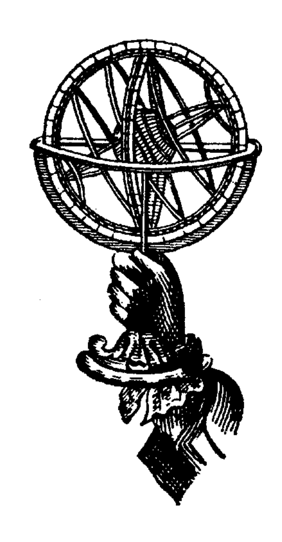
Ludwig von Bertalanffy
Ancien professeur de l'Université de Vienne

les problèmes de la vie

essai sur la pensée biologique moderne

traduit de l'allemand par Michel Deutsch

AUX FRONTIÈRES DE LA SCIENCE



GALLIMARD

A MA FEMME

ce livre qui n'aurait pas été écrit
sans l'aide qu'elle m'a apportée et le dévouement
dont elle a fait preuve pendant
tant d'années

PRÉFACE

Le droit de parler d'une conception biologique du monde découle de la position centrale que la biologie occupe dans la hiérarchie des sciences. La biologie repose sur la physique et la chimie dont les lois constituent une base nécessaire à l'étude et à l'explication des phénomènes du vivant mais elle englobe une multitude de problèmes particuliers (ceux de la forme organique, de la téléologie, de l'évolution phylogénétique, par exemple) qui, étrangers à la physique, différencient la recherche et les concepts du biologiste de ceux du physicien. Enfin, elle est à la base de la psychologie et de la sociologie : l'exploration de l'activité mentale s'appuie sur ses racines physiologiques et la théorie des relations humaines ne saurait négliger les assises ni les lois biologiques de ces dernières. En raison de sa situation privilégiée dans le concert des sciences, la biologie est peut-être assaillie par plus de problèmes qu'aucune autre discipline : le phénomène de la « vie » est un carrefour où se rencontrent les conceptions qui engendrèrent, pour reprendre la distinction traditionnelle, d'une part les sciences exactes, d'autre part les sciences sociales.

Mais elle a une résonance plus retentissante encore dans la pensée moderne. Jusqu'au XIXe siècle, on s'en tenait à une conception physique de l'univers. La théorie physique, telle qu'on la comprenait alors, c'est-à-dire, un jeu d'atomes obéissant aux lois de la mécanique, paraissait atteindre à la réalité ultime sous-jacente au monde de la matière, au monde de la vie, au monde de l'esprit et constituer un modèle fondamental valable dans des domaines ne ressortissant pas de la physique : ceux

de l'organisme vivant, de l'esprit et de la société humaine. Aujourd'hui, cependant, toutes les sciences sont aux prises avec des problèmes qu'expriment des concepts comme ceux de la « totalité », de l' « organisation », du « gestalt » *— concepts dont les racines plongent dans la biologie.*

Dans cette mesure, la biologie a une contribution essentielle à apporter à l'élaboration d'une conception moderne de l'univers. Il est vrai que, redevable aux autres sciences de ses notions de base, elle est largement débitrice du passé : à la physique elle a emprunté le mécanisme, à la psychologie le vitalisme et à la sociologie la théorie de la sélection. Mais sa mission, à la fois comme science tendant à concevoir et à gouverner les phénomènes propres à son champ d'investigation et comme science participant à l'édification d'une conception générale du monde, ne pourra être menée à son terme que si la biologie se développe de façon autonome. Telle est la signification des efforts accomplis au cours des dernières décades pour découvrir des idées novatrices en biologie.

Depuis plus de vingt ans, l'auteur a soutenu un point de vue biologique connu sous le nom de conception organismique. *Lui, ses élèves et ses collaborateurs l'ont appliqué à bien des problèmes au cours de leurs travaux comme beaucoup d'autres savants qui se sont ralliés à cette doctrine. L'influence de celle-ci sur les sciences voisines a en outre été considérable. Ainsi, dans la théorie des « systèmes ouverts », elle dévoile des perspectives neuves en physique et en chimie physique; elle mène à des conceptions nouvelles dans les diverses branches de la biologie et se prévaut de conduire à l'établissement de lois exactes et spécifiques en ce qui concerne les systèmes organiques, lois bien établies en plus d'un domaine; la biologie appliquée a utilisé cette théorie dans des secteurs aussi différents que la médecine et la sylviculture par exemple. Enfin, l'organicisme débouche sur des concepts philosophiques fondamentaux.*

Le présent ouvrage s'appuie donc sur les recherches

personnelles, théoriques et pratiques, de l'auteur, et fait, en même temps, le point des résultats qui, disséminés au hasard des travaux en cours et des publications, étaient difficiles à rassembler en un tout cohérent.

On verra que la biologie est une science autonome dans la mesure où les problèmes qui se posent à elle exigent la mise sur pied de conceptions et de lois spécifiques. On verra aussi que les idées et les concepts biologiques influent sur d'autres domaines. Nous donnerons dans ce volume un aperçu des questions et des concepts biologiques fondamentaux du point de vue de l'organicisme. Ceci acquis, nous poursuivrons par la critique des idées biologiques; enfin, nous en arriverons aux principes généraux de la conception moderne du monde et défendrons une « Théorie Générale des Systèmes ».

Eté 1948.

AVANT-PROPOS POUR L'ÉDITION FRANÇAISE (1960)

L'auteur qui voit son livre réédité quinze ans après la première parution se doit d'accueillir le fait avec gratitude comme le signe que son message est encore utile. Ceci est vrai de deux façons : rétrospectivement, car c'est la preuve que, compte tenu des limitations tenant à l'époque même où il l'a écrit, il se trouvait sur le bon chemin; en perspective, car c'est l'indication que son œuvre contient des suggestions fécondes pour les progrès de la Science.

Cet ouvrage n'est pas un manuel. Pas même un « état présent de la théorie biologique ». Si tel était le cas, il aurait entre-temps perdu sa valeur. Non : il s'agit essentiellement d'un ouvrage d'idées et d'un ouvrage fortement personnel. Nous ne prétendons nullement que notre formulation soit la meilleure possible. Simplement, les progrès qui ont été réalisés paraissent devoir justifier les thèses qui sont les nôtres.

Ces thèses, l'auteur, biologiste expérimental, les a illustrées d'autant d'exemples concrets qu'il en a pu rassembler, en insistant sur ceux qu'il connaissait le plus directement en sa qualité de professeur et de chercheur ou du fait de son association avec d'autres travailleurs œuvrant dans le même domaine. Certes, son choix aurait pu être différent à l'heure même où il composait ce livre. Il serait encore possible aujourd'hui, si... fastidieux que cela puisse être, d'opérer une remise à jour à la lumière des connaissances actuelles, ce qui n'empêcherait d'ailleurs pas l'ouvrage de se révéler de nouveau incomplet au bout d'un certain temps. Le résultat serait, de toute manière, différent mais il est douteux qu'il serait meilleur.

Ceci étant posé, la démarche à suivre pour l'édition française était clairement tracée. Le texte original a été intégralement conservé. S'il avait agi autrement, l'auteur n'aurait été loyal ni envers son lecteur, ni envers lui-même. Envers son lecteur, parce que l'adjonction de matériaux plus récents dans le dessein de soutenir l'argumentation aurait pu donner à croire qu'il possédait, il y a quinze ans, une pré-connaissance dont il ne pouvait évidemment pas bénéficier; envers lui-même, parce qu'il aurait alors été impossible de remonter à la source des développements généralement admis à présent.

La seule et légère modification que nous avons jugée souhaitable a consisté à simplifier la Bibliographie dont la disposition était quelque peu touffue dans la précédente édition. Une Note Bibliographique complémentaire jointe en appendice donnera, sans d'ailleurs prétendre à être complète, un aperçu sur quelques-uns des progrès qui sont intervenus depuis la rédaction de ce livre.

L'auteur tient à exprimer sa gratitude à M. Michel Deutsch pour son excellente traduction, ainsi qu'à MM. Gallimard et Roger Nimier grâce à qui cet ouvrage a pu être présenté au public français.

Juin 1960 Ludwig von BERTALANFFY.

CHAPITRE PREMIER

CONCEPTIONS FONDAMENTALES DU PROBLÈME DE LA VIE

La jeunesse, attirée par la nature et par l'art, est sûre qu'elle entrera bientôt au cœur du sanctuaire, tant est violent son désir d'y accéder. Après un long voyage, l'homme se rend compte qu'il ne pénétrera pas au-delà du Propylée.

GOETHE. *Introduction au Propylée.*

Ainsi la tâche n'est point de contempler ce que nul n'a encore contemplé mais de méditer comme personne n'a encore médité sur ce que tout le monde a devant les yeux.

SCHOPENHAUER.

I. L'ALTERNATIVE CLASSIQUE

A une époque marquée de bouleversements comparables par leur importance à ceux que nous connaissons aujourd'hui, la science se trouva confrontée à une idée qui devait exercer une influence profonde sur les conceptions que l'homme se faisait du monde. C'était pendant la guerre de Trente Ans et l'auteur de cette idée fut Descartes. Impressionné par les succès de la jeune science de la physique, grosse, alors, de ses premiers progrès, et prévoyant des possibilités que la technologie moderne a réalisées depuis, Descartes énonça sa théorie des *animaux-machines :* les lois physiques ne s'imposent pas au seul monde inanimé; elles s'appliquent aussi aux organismes vivants. Ainsi Descartes interprétait-il les animaux comme des machines, certes fort compliquées mais fonctionnant selon des principes identiques à ceux qui gouvernent les machines dues à l'industrie humaine et dont l'action relève de la physique.

En vérité, le raisonnement de Descartes n'était pas totalement logique. En fils fidèle de l'Eglise, il fixait une limite à l'application des lois physiques : l'homme devait être considéré, non pas à l'égal d'une machine, mais comme une créature dotée d'une volonté libre, affranchie des lois de la nature. Et encore cette restriction fut-elle levée au Siècle des Lumières par son compatriote, le chevalier Julien de la Mettrie qui, en 1748, face à *l'animal-machine* cartésien, dressa son

homme-machine, machinerie complexe soumise au seul jeu des forces brutes.

Ces penseurs s'étaient, l'un comme l'autre, efforcés de résoudre un antique problème philosophique. Un organisme vivant, une plante ou un animal, est apparemment très différent des objets non-vivants, cristaux, molécules ou systèmes planétaires. La vie se manifeste par une infinie diversité de formes végétales et animales à l'organisation singulière, qu'il s'agisse de cellules, de tissus, d'organes ou d'organismes pluricellulaires composés de myriades de cellules. Les processus vitaux sont, eux aussi, uniques. Un être vivant est le siège d'un échange incessant de matériaux et d'énergie; il peut répondre à des influences externes ou stimuli par certains types d'activité, et en particulier par des mouvements. De plus, on constate fréquemment chez le vivant des phénomènes de motilité et d'autres formes de comportement autonome, en l'absence de toute stimulation extérieure; en cela s'opposent clairement (bien que cette opposition ne soit nullement décisive) l'inerte et le vivant : alors que le premier n'est mû que par l'intervention d'un agent extérieur, le second est capable de mouvements « spontanés ». Les organismes sont l'objet de transformations progressives que nous appelons croissance, développement, sénescence et mort. Ils procèdent exclusivement d'êtres de même espèce par le truchement d'un mécanisme dit de reproduction. Les descendants ressemblent généralement à leurs parents, phénomène appelé hérédité. Néanmoins, le monde organique, si nous jetons sur lui un regard d'ensemble, apparaît comme un flux de formes qui se sont successivement épanouies au cours des ères géologiques et dont la reproduction et l'évolution ont assuré la continuité, les transformations surgies au cours des âges ayant eu pour effet d'engendrer des formes supérieures à partir des inférieures. Structures et fonctions organiques semblent montrer une finalité étonnante. Les plus simples des cellules sont le théâtre d'une stupéfiante multiplicité de processus dont l'ordonnance est telle que l'identité cellulaire se

maintient à travers leur jeu incessant et incroyablement complexe. Tout être vivant présente en outre, du point de vue de ses organes et de ses fonctions, une architecture finalisée et adaptée à l'habitat normal.

Si la spécificité de l'organisme vivant est aussi frappante (lorsque nous sommes en présence d'un objet, il est bien rare que nous hésitions à le définir comme vivant ou inanimé), une question se pose immanquablement : existe-t-il ou non une distinction fondamentale entre le règne du vivant et celui du non-vivant? Etant nous-mêmes des êtres vivants, la réponse à cette question doit dans une large mesure déterminer la place que nous assignerons à l'homme dans l'univers.

L'application aux phénomènes de la vie des lois et des méthodes de la physique a conduit à une suite ininterrompue de succès, théoriques aussi bien que pratiques, dans l'exercice de notre contrôle sur la nature. Descartes a inauguré l'école des physiciens et physiologistes auxquels l'histoire des sciences a attaché le nom d'iatromécanistes, qui tentèrent d'expliquer le fonctionnement des muscles et des os, la circulation du sang et autres phénomènes similaires à partir des principes de la mécanique. La découverte de la circulation du sang (Harvey, 1628) préluda à la fondation de la physiologie moderne. Par la suite, l'acoustique et l'optique, la théorie de l'électricité, la thermodynamique, l'énergétique et diverses autres branches de la physique encore se sont révélées des instruments de connaissance d'une inépuisable richesse pour expliquer et élucider un nombre toujours croissant de phénomènes biologiques. La biochimie vint compléter la biophysique. Autrefois, on croyait que les composés organiques caractéristiques du vivant, qui, dans la nature, n'existent que chez lui, avaient leur source exclusive dans les processus proprement vitaux. Mais en 1828 Wöhler fabriqua de l'urée en laboratoire : ce fut le premier corps organique à être synthétisé. Depuis, la chimie organique et la biochimie se sont taillé une place prépondérante dans la science moderne. Elles sont l'une et l'autre à la base de la chimie industrielle,

qu'il s'agisse de la chimie des colorants ou de l'hydrogénisation de la houille, de la production du caoutchouc artificiel ou de la pharmacopée moderne avec tout l'arsenal de vitamines, d'hormones et de remèdes chimiques en usage dans la thérapeutique d'aujourd'hui. Au tournant du siècle approximativement a surgi la dernière-née de ces sciences, la chimie-physique, science trait d'union qui étudie par exemple la cinématique des réactions chimiques, l'état colloïdal, les phénomènes électriques engendrés au cours des processus physico-chimiques, etc. Son rôle dans l'éclaircissement d'une multitude de faits vitaux, comme l'action des enzymes, des vitamines, des hormones et des drogues, le fonctionnement des nerfs, des muscles, etc., s'est avéré d'une importance capitale.

L'Origine des Espèces publié par Darwin en 1859 a marqué le triomphe de la théorie de l'évolution. Pour le maître de la systématique que fut Linné, chaque espèce, animale ou végétale, représentait un acte singulier de création divine; mais Darwin démontra à l'aide d'un écrasant faisceau de données recueillies dans toutes les branches des sciences biologiques que le monde organique avait lentement progressé au cours des générations qui s'étaient succédé dans les temps géologiques, depuis des formes inférieures et simples jusqu'aux formes supérieures plus complexes. En même temps, sa théorie de la sélection naturelle rendait compte de l'évolution : à l'intérieur d'une espèce apparaissent de temps à autre de légères variations accidentelles qui peuvent se révéler nuisibles, indifférentes ou avantageuses. Dans la lutte pour la vie, la sélection naturelle a tôt fait d'éliminer les premières; si, pourtant, ces variations confèrent un avantage à leurs porteurs engagés dans la concurrence vitale, ces derniers voient s'améliorer leurs chances de survivre et de se reproduire. Les variations utiles, par conséquent, se conservent et se renforcent de génération en génération. La répétition de ce phénomène au cours des âges a déterminé l'évolution et l'adaptation progressive des diverses formes organiques à leur milieu.

Descartes voyait l'ingénieur des machines vivantes sous les traits d'un Créateur divin; après Darwin, la finalité du monde vivant s'explique par le jeu des variations fortuites et de la sélection naturelle, ce qui aboutit à l'élimination de tout agent finaliste.

Le schéma de Descartes a ainsi ouvert la voie à des progrès qui, ne se limitant pas à donner une assise à la science biologique, ont exercé en outre une influence profonde sur la vie humaine.

Pourtant, en dépit de ces succès, le soupçon que, peut-être, l'essence réelle de la vie demeurait hors d'atteinte et inexpliquée, n'est jamais véritablement mort. Un an après que La Mettrie eut publié son *Homme-Machine*, un pamphlet polémique ayant pour titre *L'Homme n'est pas une Machine* paraissait à Londres. On prétend que son auteur n'était autre que La Mettrie lui-même. Si c'est vrai, le chevalier a fait preuve d'une souveraine ironie et d'une liberté d'esprit à peu près sans égale dans l'histoire de la science. Ce point de vue contraire revêtit diverses formes au cours des temps. Hans Driesch lui a donné (1893) son expression la plus achevée et la plus conséquente. Driesch est l'un des fondateurs de la mécanique du développement, branche de la biologie dont l'objet est l'étude expérimentale du développement de l'embryon. Une expérience devenue classique l'amena à rejeter la théorie physico-chimique de la vie.

Indifférent aux problèmes du monde et de la science, l'oursin mène dans les vertes profondeurs de la mer une existence pacifique. Néanmoins, cette tranquille créature fut à l'origine d'une longue et violente controverse touchant à l'essence de la vie. L'œuf d'oursin au moment où il commence à se développer se scinde d'abord en deux cellules, puis en quatre, en huit, en seize et ainsi de suite, et passe par une série d'étapes caractéristiques avant de se muer en une larve évoquant vaguement un casque à pointe, la larve *pluteus*, qui, après une succession de nouvelles métamorphoses, produit finalement l'oursin adulte. Driesch sectionna un germe au premier stade de son développement. On aurait pu s'attendre qu'une

moitié de germe produisît seulement une moitié d'animal. Or, l'expérimentateur fut témoin d'un spectacle effarant, semblable à celui auquel assista l'*Apprenti Sorcier* de Gœthe : *Wehe, wehe, beide Teile stehn in Eile schon als Knechte völlig fertig in die Höhe* [1] *:* chaque demi-germe produisit une larve, de taille réduite, il est vrai, mais normale et complète.

Il est possible d'obtenir des organismes intégraux à partir de germes fragmentés de bien d'autres espèces. Les jumeaux uniovulaires dans l'espèce humaine ont une origine analogue; ce sont, pourrait-on dire, les fruits d'une expérience de Driesch réalisée par la nature. L'expérience contraire ainsi que d'autres combinaisons encore sont également possibles. Sous certaines conditions, de la fusion de deux germes éclôt une seule larve géante; si l'on écrase un embryon entre deux plaquettes de verre, il évoluera, en dépit de la grave désorganisation que l'opération apporte à sa structure cellulaire, en une larve normale.

Trouvant, comme l'Apprenti Sorcier, qu'il y avait là quelque chose d'insolite, Driesch conclut à une violation des lois physiques. Dans l'hypothèse selon laquelle les seules forces agissantes au sein du germe sont physico-chimiques, l'agencement des processus dont le terme est la formation d'un organisme ne pouvait s'expliquer, selon Driesch, que d'une seule manière : il fallait supposer que ces processus étaient ordonnés par une structure fixée, c'est-à-dire une « machine » dans l'acception la plus large du terme. Mais il ne peut exister pareille machine dans le germe; une machine serait incapable d'accomplir cet exploit, à savoir, dans le cas qui nous occupe, fabriquer un organisme normal après qu'elle ait été morcelée, que ses parties aient été disloquées ou qu'elle ait entièrement fusionné avec une autre machine. L'explication physico-chimique de la vie achoppe ici, déclare Driesch, et une seule interprétation est possible :

---

1. Malheur ! Malheur ! Les deux parties se redressent avec vivacité, déjà prêtes à se remettre à leur tâche.

un facteur actif, radicalement différent des forces physico-chimiques, et qui dirige les événements en prévision du but à atteindre, est présent dans l'embryon (et, c'est vrai de tous les phénomènes vitaux). Ce facteur « portant en lui-même son but » (la production d'un organisme typique, que le développement se poursuive dans des conditions normales ou qu'il soit ébranlé à titre expérimental), Driesch, usant d'une notion aristotélicienne, l'a nommé « entéléchie ». Si l'on cherche à se représenter des agents comparables, il n'est que de penser à notre comportement volontaire. C'est ainsi la présence d'agents qu'on peut rapprocher en dernière analyse des facteurs psychiques présidant à notre conduite motivée qui constitue la différence fondamentale entre le vivant et le non-vivant. Ils sont à la source de ces propriétés de la vie qui transcendent la mécanique et la physique.

De la sorte, nous nous trouvons en face de deux conceptions biologiques fondamentales et antithétiques dont l'origine remonte aux aurores de la philosophie grecque et que l'on désigne sous le nom de *mécanicisme* et de *vitalisme*.

L'expression « théorie mécaniciste » a été utilisée dans des sens fort différents, ce qui n'a pas été sans gêner la discussion et y semer la confusion. Nous avons déjà mentionné les deux significations majeures que contient cette dénomination. En premier lieu, le mécanicisme ne voit dans les êtres vivants que l'œuvre d'un jeu compliqué de forces et de lois déjà présentes dans la matière inanimée. La théorie assimilant les êtres vivants à des machines représente un second aspect du mécanicisme; l'arrangement ordonné des événements, caractéristique de tous les processus internes de la cellule et de l'organisme, s'interprète alors en termes de conditions structurales.

Le vitalisme, au contraire, nie que la vie puisse être intégralement justiciable de l'explication physico-chimique et soutient qu'une différence intrinsèque sépare le vivant du non-vivant. Il s'appuie, comme nous l'avons vu à propos de la doctrine de Driesch, sur les phéno-

mènes de régulation, c'est-à-dire sur le fait qu'il y a réparation après bouleversement, ce qui semble inexplicable dans la thèse de la « machine ». C'est en allant jusqu'au bout des conséquences de la théorie de la machine vivante que d'autres ont abouti au vitalisme. Une machine implique un ingénieur qui l'a inventée et construite. En ce sens, Descartes faisait preuve de logique en concluant à un esprit divin, créateur des machines vivantes. A cet esprit créateur, Darwin substitua le hasard. La biologie moderne tient pour hautement probable le bien-fondé de cette dernière explication, en ce qui concerne du moins le problème de l'origine et de la diversité des espèces — et peut-être aussi de certaines unités systématiques supérieures.

Le hasard suffit-il toutefois à rendre compte de l'origine des grands plans d'organisation, de celle de l'interaction des innombrables processus physiologiques nécessaires au fonctionnement de tout organisme? C'est là une question beaucoup plus malaisée à trancher. Dans la nature, les locomotives et les pendules n'ont guère pour accoutumé de surgir du jeu de forces agissant au hasard. Et les « machines » organiques, infiniment plus compliquées que les locomotives ou les pendules, pourraient, elles, s'engendrer spontanément? Ainsi, cet agencement de processus physico-chimiques innombrables grâce auxquels l'organisme doit de se maintenir et de se réparer, même après qu'il a subi de sérieuses agressions — et, plus encore, l'origine de cette « machine » complexe qu'est un organisme — sont inexplicables, selon la doctrine vitaliste, en l'absence de facteurs vitaux spécifiques (qu'on les appelle Entéléchie, Inconscient ou Ame Universelle) intervenant de façon téléologique et directrice sur les événements physico-chimiques.

Toutefois, il apparaît immédiatement que le vitalisme est scientifiquement insoutenable. Pour lui, les structures et les fonctions de l'organisme dépendraient, en quelque sorte, d'une horde de farfadets qui inventeraient l'organisme, en établiraient le plan, en contrôleraient les processus et répareraient la machine en cas de détérioration.

Il ne nous permet pas d'avoir une vue plus profonde de la réalité; il ramène seulement ce qui nous est actuellement inexplicable à un principe encore plus mystérieux, un x inaccessible à la recherche. D'après le vitalisme, les problèmes essentiels de vie se trouvent hors de la sphère des sciences de la nature : il ne dit rien de plus. S'il en allait ainsi, la recherche scientifique serait sans objet. En effet, même en s'appuyant sur les expériences les plus subtiles, même en disposant de l'outillage le plus raffiné, le vitalisme ne peut proposer d'autre explication que celle, anthropomorphe, des primitifs qui voyaient dans la finalité et la causalité apparentes de la nature vivante une intelligence et une volonté fantômes semblables à leur propre intelligence, à leur propre volonté. Que nous considérions le comportement d'un animal, la multiplicité des processus physiques et chimiques travaillant la cellule, le développement des structures et des fonctions organiques, le vitalisme nous apporte toujours la même réponse : c'est simplement une sorte d'âme qui se tient derrière tous ces phénomènes et les dirige. Toute l'histoire de la biologie est une réfutation permanente du vitalisme, car elle montre que ce furent toujours des phénomènes réputés inexplicables sur le moment qui semblaient relever du domaine des facteurs vitalistes. Ainsi considéra-t-on comme phénomène vitaliste jusqu'à Wöhler la production des composés organiques; phénomène vitaliste également, même aux yeux de Pasteur, l'activité fermentatrice de la cellule avant que Buchner ne réalisât des fermentations à partir d'extraits de levure à la fin du XIX[e] siècle; phénomène vitaliste enfin la régulation organique dans la doctrine de Driesch. Les progrès de la recherche ont fait entrer dans le cadre de l'explication et des lois scientifiques un nombre toujours plus grand de phénomènes auparavant tenus pour vitalistes. Nous verrons même que la faillite de l'explication scientifique, dénoncée par Driesch à propos de la régulation chez l'embryon, n'est nullement inéluctable. C'est au contraire l'argumentation vitaliste qui peut être aisément réfutée.

Le débat entre mécanicisme et vitalisme est comme une partie d'échecs qui se poursuit depuis près de deux mille ans. Pour l'essentiel, ce sont toujours les mêmes arguments que l'on retrouve, diversement modifiés, sous de multiples masques et des déguisements variés. Ces deux conceptions sont en dernier ressort l'expression de deux tendances antithétiques de l'esprit humain qui, d'une part, cherche à subordonner la vie à l'explication et à la loi scientifiques; et qui, d'autre part, prenant son expérience intuitive comme le modèle de la nature vivante, tente de l'introduire dans les lacunes, supposées ou réelles, de la connaissance scientifique.

II. LA CONCEPTION ORGANISMIQUE

Un changement fondamental s'est opéré de nos jours dans les conceptions scientifiques. La révolution qui a ébranlé la physique est notoirement connue; les théories relativiste et quantique ont conduit à une refonte radicale de la pensée scientifique et lui ont donné une expansion que des siècles de progrès ne lui avaient pas permis d'atteindre. Moins évidents, mais peut-être non moins significatifs par leurs conséquences, sont les bouleversements qu'a subis la pensée biologique, bouleversements qui ont eu pour effet, et de promouvoir une attitude nouvelle en face des problèmes fondamentaux que pose la nature vivante, de susciter des questions et des réponses inédites.

On peut considérer comme une donnée bien établie de l'évolution actuelle de la pensée biologique que celle-ci n'a pleinement fait sien aucun des deux points de vue classiques : les transcendant l'un et l'autre, elle a adopté une tierce position, la *conception organismique* comme l'a nommée l'auteur qui y travaille depuis plus de vingt ans. Les branches les plus variées de la biologie aussi bien que les sciences voisines (médecine, psychologie, sociologie, etc.) ont élaboré des principes simi-

laires qui se sont révélés indispensables. Si nous conservons l'expression « conception organismique », nous la considérerons simplement comme une dénomination commode pour désigner une attitude intellectuelle qui, d'ores et déjà quasiment universelle, est devenue largement anonyme. Ceci paraît légitime à l'auteur dans la mesure où il a probablement été le premier à donner à cette notion neuve une forme scientifiquement et logiquement cohérente.

La recherche et la réflexion biologiques étaient jusque-là guidées par trois idées-maîtresses que nous pouvons respectivement intituler la *conception analytico-sommative*, la *conception machiniste* et la *conception de la réactivité de l'organisme.*

Il semblait que la recherche en biologie eût pour objet de réduire les entités et les processus complexes que nous découvrons dans la nature vivante en unités et processus élémentaires — de les *analyser* — afin d'en rendre compte en termes de juxtaposition, *d'addition*. La pratique de la physique classique indiquait la marche à suivre. C'est ainsi que la chimie résout les corps matériels en leurs composants élémentaires, molécules et atomes; que la physique considère la tornade qui déracine un arbre comme la somme des mouvements des particules de l'air, la chaleur d'un corps comme la somme de l'énergie de mouvement des molécules de ce corps, et ainsi de suite. Toutes les branches de la biologie adoptèrent une démarche conforme à ces principes comme on le verra facilement par les quelques exemples suivants.

La biochimie étudiait individuellement les constituants chimiques des corps vivants, les réactions dont ces derniers sont le siège et déterminait ainsi les substances et les réactions, de la cellule comme de l'organisme.

La théorie cellulaire classique voyait dans les cellules des unités élémentaires de vie comparables aux atomes, unités élémentaires des composés chimiques. Un organisme pluricellulaire était donc conçu du point de vue de la morphologie comme un agrégat de ces unités archi-

tecturantes; sur le plan de la physiologie, la tendance était de réduire les processus qui se poursuivent dans l'organisme en tant que tel à ceux qui se manifestent au niveau de la cellule. La « pathologie cellulaire » de Virchow, la « physiologie cellulaire » de Verworn tiraient les conséquences pratiques de cette doctrine.

Le même point de vue s'appliquait au développement embryologique. La théorie classique de Weissmann (v. p. 87) supposait l'existence dans le noyau de l'œuf d'un certain nombre d'*anlagen*, infimes machineries évolutives élémentaires ayant pour rôle d'édifier les divers organes. Au cours du développement, ces *anlagen* émigrent consécutivement aux divisions cellulaires et se localisent en diverses régions de l'embryon auxquelles ils confèrent des caractères spécifiques : ainsi déterminent-ils finalement la structure histologique et anatomique qui sera celle de l'organisme mature.

Grande est l'importance de la théorie classique des réflexes, des centres et des localisations dans le système nerveux, et pas seulement du point de vue théorique : elle l'est aussi du point de vue clinique. Le système nerveux y était envisagé comme une somme d'appareils aux fonctions définies. Dans la moelle épinière, par exemple, se trouvent des centres segmentaires correspondant chacun à un réflexe précis; il y a pareillement dans le cerveau des centres correspondant aux différents champs de la perception sensorielle consciente, aux mouvements volontaires des ensembles musculaires, au langage et aux diverses formes de l'activité psychique supérieure. Il s'ensuit que le comportement animal se réduisait à une somme ou à une chaîne de réflexes.

Pour la génétique, un organisme était un agrégat de caractères issus d'un agrégat correspondant de gènes localisés dans la cellule germinative, se transmettant et agissant indépendamment les uns des autres.

En harmonie avec ces vues, la théorie de la sélection naturelle décomposait l'être vivant en un complexe de caractères, les uns utiles, les autres désavantageux qui se transmettaient (ou plutôt dont les gènes correspondants

se transmettaient) de façon autonome; le jeu de la sélection éliminait alors les caractères défavorables tout en permettant à ceux qui étaient bénéfiques de subsister et de s'accumuler.

On peut retrouver le même principe directeur à l'œuvre dans tous les secteurs de la biologie, en médecine, en psychologie et en sociologie. Les quelques exemples ci-dessus sont cependant suffisants pour montrer le rôle prépondérant tenu par l'analyse et la sommation dans tous les domaines.

Analyser les éléments et les processus du vivant est *nécessaire;* c'est une condition préalable à toute connaissance scientifique. Mais, à elle seule, l'analyse n'est pas *suffisante.*

Les phénomènes de la vie (métabolisme, irritabilité, reproduction, développement, etc.) se rencontrent exclusivement au sein de corps naturels circonscrits dans l'espace et dans le temps et présentant une structure plus ou moins compliquée; ces corps portent le nom d'organismes. Un organisme représente un *système*, terme par lequel nous entendons un complexe d'éléments en interaction.

Les insuffisances des conceptions analytico-sommatives découlent de cette définition. En premier lieu, il est impossible de décomposer entièrement les phénomènes vitaux en unités élémentaires, car chaque partie, chaque événement ne dépend pas seulement de ses modalités propres; il dépend également, dans une mesure plus ou moins grande, de l'état du *tout* ou des unités d'ordre supérieur auxquelles cette partie, cet événement sont subordonnés. Il s'ensuit qu'en règle générale une partie n'a pas le même comportement, selon qu'elle est isolée ou intégrée dans le contexte d'ensemble. Un blastomère isolé dans l'expérience de Driesch n'agit pas comme il le fait lorsqu'il est normalement incorporé à l'embryon. Des cellules explantées qu'on laisse se développer sous forme de culture histologique en milieu nutritif approprié ne se comportent pas comme elles le font dans l'organisme. Les réflexes d'un fragment de moelle ne

sont pas identiques à ceux que le même territoire médullaire détermine dans le système nerveux intact. Par conséquent, de nombreux réflexes ne peuvent clairement être mis en évidence que si le cordon médullaire a été préalablement isolé : ceux de l'animal intact sont incontestablement altérés sous l'influence des centres supérieurs et spécialement du cerveau. Les caractéristiques de la vie sont donc celles d'un système engendré par et associé à une combinaison de matériaux et de processus organisés. Il s'ensuit qu'elles sont modifiées par les changements affectant le système et que la destruction du tout entraîne la disparition de ces caractères.

En second lieu, le tout effectif manifeste des propriétés qui sont absentes de ses parties isolées. Ainsi le problème de la vie est-il celui de *l'organisation*. Tant que nous nous bornons à dresser un catalogue de phénomènes isolés, nous sommes incapables de découvrir aucune distinction fondamentale entre le vivant et le non-vivant. Certes, les molécules organiques sont beaucoup plus compliquées que les molécules inorganiques mais rien de radical ne permet de les distinguer des composés bruts. Même des processus complexes, longtemps considérés comme spécifiquement vitaux, tels que la respiration et la fermentation cellulaires, la morphogénèse, l'activité nerveuse et cætera, ont été réduits, pour une large part, à des phénomènes physico-chimiques; de plus, beaucoup d'entre eux peuvent être reproduits dans des modèles inanimés. Toutefois, l'ordonnance singulière et spécifique des parties et des processus que nous rencontrons dans les systèmes vivants soulève un problème fondamentalement nouveau. Connaîtrions-nous tous les composés chimiques édifiant une cellule, nous n'aurions pas pour autant élucidé les phénomènes de la vie. La plus simple des cellules est déjà une organisation d'une complexité inouïe dont nous ne percevons encore qu'obscurément les lois. On a souvent parlé d'une « substance vivante » : un tel concept repose sur un point de vue erroné. Dans la mesure où le terme de « substance » s'applique lorsqu'une partie quelconque

présente les mêmes propriétés que le tout (et c'est en ce sens que le plomb, l'eau, la cellulose sont des substances), il n'existe pas de « substance vivante ». La vie est essentiellement liée à des systèmes individualisés et organisés; elle disparaît lorsque ces systèmes sont détruits.

Des remarques du même ordre sont valables pour les processus vitaux. Tant que nous considérons individuellement les réactions chimiques d'un organisme vivant, nous sommes incapables de les distinguer radicalement de celles qui se poursuivent dans un objet inanimé ou un cadavre en putréfaction. Mais une opposition capitale surgit dès que, cessant d'envisager ces processus comme des réactions individuelles, nous les considérons globalement dans le cadre d'un organisme ou d'un système partiel de l'organisme, une cellule ou un organe. Nous nous apercevons alors que toutes ces parties, tous ces processus sont agencés de telle sorte qu'ils assurent l'entretien, l'édification, la reconstitution et la reproduction des systèmes vitaux. C'est la présence d'un tel ordre qui nous permet d'établir une différence fondamentale entre les événements dont l'organisme vivant est le siège et les réactions qui se produisent dans les systèmes non-vivants ou dans un cadavre.

Les lignes qui suivent illustrent avec éclat ce fait essentiel :

> « Les substances instables dégénèrent; les substances combustibles se consument quelquefois; les catalyseurs accélèrent les processus lents. Rien d'extraordinaire à tout cela. Mais que le catabolisme ne détruise pas l'organisme qu'il ronge sans trêve et soit cause de sa persistance, voilà qui fait de ce processus un processus organique. C'est parce que cette flamme qui couve en permanence dans nos tissus n'attaque pas leur structure, parce que tout animal, toute plante se comporte comme une machine à vapeur qui, fabriquée en matériaux combustibles, n'en fonctionnerait pas moins sans interruption, que la respiration est

autre chose qu'une oxydation banale. L'excrétion serait pareillement un phénomène d'osmose comme un autre, n'était le fait que les glandes éliminent ce qui est nocif à l'organisme pour retenir sélectivement ce qui lui est utile. L'activité des plantes et des animaux inférieurs peut facilement s'expliquer en termes de réactions à des stimuli; et celui qui désire éviter qu'une ligne de démarcation tranchée ne vienne diviser le règne animal finira par donner la même interprétation à tous les mouvements spontanés; pour lui, il y aura des « réflexes cérébraux », très compliqués certes, mais ne différant pas essentiellement des réflexes simples que suscitent les stimuli externes. Mais imaginons qu'on fabrique un appareil à réflexes. Il faudra le charger en énergie latente; la perturbation la plus légère devra déclencher en réponse des mouvements de grande amplitude; un dispositif spécial aura tâche d'alimenter continuellement la machine en énergie potentielle. En quoi un mécanisme de ce type se distinguerait-il d'un être vivant? En quoi les manipulations exercées sur lui se distingueraient-elles des stimuli? En quoi ses mouvements se distingueraient-ils des mouvements organiques? En ceci que, directement ou non, toutes les réactions organiques servent à maintenir les formes existantes ou à produire celles qu'exige l'organisme. »

(J. Schultz, 1929.)

Ainsi le problème de la totalité et de l'organisation impose-t-il une limitation à la description et à l'explication analytico-sommatives.

De quelle façon ce problème est-il accessible à l'investigation scientifique?

La physique classique dont la biologie a adopté les principes conceptuels avait un caractère sommatif. La mécanique pouvait envisager un corps comme une somme, la thermodynamique considérer un gaz comme un chaos de molécules mutuellement indépendantes. D'ailleurs, symbolisme inconscient, le mot « gaz »

introduit au XVIe siècle par le physicien van Helmont veut précisément dire « chaos ». Les principes de la totalité et de l'organisation ont cependant pris dans la physique moderne une signification imprévue auparavant. La physique atomique se heurte partout à des ensembles qu'il n'est pas possible de tenir pour la résultante du comportement d'éléments pris isolément. Que nous nous penchions sur les structures atomiques, les formules structurales des composés chimiques ou les réseaux cristallins, ce sont toujours des problèmes d'organisation qui surgissent et apparaissent comme les plus urgents et les plus captivants qui se posent à la physique moderne. De ce point de vue, adopter vis-à-vis du vivant une position analytico-sommative est quelque chose comme un effroyable solécisme. Un vulgaire cristal inerte est une merveille d'architectonique que nous ne pouvons expliquer sans faire appel à toutes les ressources de la physique mathématique : et il nous suffirait pour rendre compte du protoplasme vivant avec ses propriétés stupéfiantes de l'étiqueter « solution colloïdale » ? Ce ne sont pas des forces agissant au hasard mais bien des forces organisatrices qui sont à l'origine d'un atome ou d'un cristal : et pourtant on a cru pouvoir en être quitte avec les objets organisés par excellence que sont les organismes vivants en les définissant comme des produits fortuits de la mutation et de la sélection.

La tâche de la biologie est donc d'établir les lois de l'ordre et de l'organisation du vivant. Ces lois devront en outre, comme nous allons maintenant le voir, être recherchées à tous les étages de l'organisation biologique : au niveau physico-chimique, au niveau de la cellule et de l'organisation pluricellulaire, au niveau, enfin, des communautés formées d'une pluralité d'organismes individuels.

Quelle interprétation donner à l'organisation biologique ?

Toute connaissance ayant son origine dans l'expérience sensible, on est immédiatement tenté d'imaginer des modèles visuels. Ainsi, lorsque la science fut arrivée

à la conclusion que des unités élémentaires appelées atomes sont à la base de la nature physique, on commença par concevoir ces atomes comme des corps solides semblables à des boules de billard en miniature. Ce ne fut que beaucoup plus tard qu'on se rendit compte qu'il n'en allait pas ainsi, que l'on ne pouvait réduire ces unités ultimes à un modèle visuel mais que seules des abstractions mathématiques étaient susceptibles de les définir, des concepts comme ceux de « matière » et d'« énergie », de « corpuscule » et d' « onde » ne faisant que traduire un aspect fragmentaire de leur comportement. Devant le spectacle du mouvement régulier des planètes, les hommes ont commencé par chercher une machinerie puissante assurant par sa rotation la ronde harmonieuse des étoiles — ces sphères de cristal dont rêva Aristote — avant que l'astronomie, ayant découvert que l'ordre planétaire est dû à l'attraction mutuelle des corps célestes, n'eût détruit cette image. Lorsqu'il faut donner raison de l'ordre dont sont empreints les processus naturels, c'est donc l'idée de structure qui se présente de prime abord à l'esprit humain; rendre compte de ces phénomènes en termes de forces organisatrices est beaucoup plus difficile.

Il n'en va pas autrement quand il s'agit d'expliquer les phénomènes de la vie. Face à l'inconcevable multiplicité des processus opérant dans la cellule ou dans l'organisme pour assurer leur persistance, une seule explication semblait possible. Ce fut ce que nous pourrions appeler la *théorie de la machine :* l'ordre qui apparaît dans les phénomènes vitaux s'interprétait en termes de structures, de mécanismes au sens le plus large. La théorie du développement embryonnaire selon Weissmann (v. p. 87), la théorie classique des centres et des réflexes (v. pp. 155, sq.) illustrent cette conception mais le même type d'explication se retrouve dans toutes les branches de la biologie.

Naturellement, cet ordre structural gouverne une immensité de processus vitaux. La physiologie des organes (organes de la nutrition, de la circulation, de la

sécrétion, organes sensoriels, système nerveux, etc.) n'est pas autre chose que la description du chef-d'œuvre technique que nous rencontrons en chaque organisme. De même découvrons-nous des structures médiatrices d'ordre dans chaque cellule, depuis les fibrilles musculaires, appareils de contraction, et les fibrilles nerveuses, appareils conducteurs de l'excitation, jusqu'aux organites de sécrétion de la cellule et à ses organes de division, les chromosomes, unités structurales de l'hérédité, et ainsi de suite.

Trois raisons, cependant, nous empêchent de considérer les structures comme le fondement de l'agencement des processus vitaux.

En premier lieu, on constate dans tous les domaines une possibilité de régulation post-traumatique. C'est à juste titre que Driesch affirme que cette régulation, dans le développement par exemple, serait inexplicable à partir de l'hypothèse d'une « machine » fixée parce qu'une telle machine ne peut répondre qu'à une quantité finie d'exigences et non s'adapter à des situations d'une variété infinie.

En second lieu, la structure d'une machine et celle d'un organisme sont foncièrement différentes. Une machine est toujours composée des mêmes parties alors qu'un organisme se maintient par le flux continuel des matériaux qui le constituent. Les structures organiques sont l'expression d'un processus ordonné et c'est uniquement à travers et par ce processus qu'elles se perpétuent. Nous devrons donc chercher l'ordre primaire des processus organiques, non dans des structures préétablies, mais dans ces processus eux-mêmes.

Enfin, ontogénétiquement aussi bien que phylogénétiquement, nous constatons qu'il y a progression des états de mécanisation moindre et de régulabilité prépondérante à des états de mécanisation prépondérante et de régulabilité moindre. C'est encore l'embryologie qui nous fournira un exemple à l'appui de ce principe : si, à un stade jeune du développement d'un embryon d'amphibien, on transplante un fragment d'épiderme

présomptif dans la future région céphalique, le greffon deviendra partie intégrante du cerveau. Cependant, plus tard, les territoires embryonnaires sont irrévocablement déterminés en vue de produire certains organes. C'est ainsi qu'une parcelle du cerveau présomptif évoluera, même après translocation, en cerveau ou en dérivé cérébral : elle donnera, par exemple, un œil qui se développera dans la cavité cœliaque, localisation bien sûr absolument aberrante. Semblables fixations à une seule et unique fonction, ce que nous pourrions appeler une mécanisation progressive, se retrouvent dans les phénomènes vitaux les plus divers.

Nous en arrivons donc à la conclusion suivante : au commencement, un processus organique est déterminé par l'interaction des processus intéressant la totalité de l'organisme, par un ordre *dynamique*, pourrait-on dire. Ceci est à la base de la régulabilité. En un second temps intervient une mécanisation progressive : en d'autres termes, l'activité, primitivement unitaire, se diversifie en actions distinctes, liées à des structures fixées. Le caractère primaire de l'ordre dynamique, s'opposant à l'ordre structural ou mécanique, se vérifie dans des champs aussi différents que la structure cellulaire, le développement embryonnaire, la sécrétion, la phagocytose et la résorption, la théorie des réflexes et des centres, du comportement instinctif, de la perception *gestalt*, etc. Les organismes *ne sont pas* des machines mais peuvent jusqu'à un certain point *devenir* des machines, se cristalliser en machines. Cependant, cette mécanisation n'est jamais complète car un organisme totalement mécanisé serait incapable de répondre aux bouleversements perturbateurs par des phénomènes de régulation, incapable de réagir aux perpétuelles fluctuations du milieu extérieur. Le fait que les processus organiques ne représentent jamais une simple somme de processus individuels structuralement fixés mais qu'ils sont toujours, de façon plus ou moins marquée, déterminés par l'interaction des processus à l'œuvre à l'intérieur du système les met à même de s'adapter aux cir-

constances fluantes et d'effectuer leur régulation après perturbation.

La mise en parallèle de l'organisme et de la machine conduit enfin à la dernière notion dont nous avons fait état, la *théorie de la réactivité primaire* de l'organisme. On considérait autrefois l'organisme comme une sorte d'automate. Exactement comme un appareil distributeur qui, en vertu d'un mécanisme interne, délivre un article lorsqu'on a glissé une pièce de monnaie dans la fente voulue, l'organisme répond à l'excitation d'un organe sensoriel par un mouvement réflexe, à l'ingestion d'aliments par une production d'enzymes, etc. L'organisme était conçu de la sorte comme un système essentiellement passif, mû seulement par des agents externes, les stimuli. Le « schéma stimulus-réponse » a eu une importance capitale, en particulier pour la théorie du comportement animal.

Pourtant, l'organisme, même dans des conditions de milieu constantes et en l'absence de stimuli extérieurs, est en réalité un système foncièrement *actif*. C'est évident dans le phénomène essentiel de la vie, le métabolisme, c'est-à-dire l'édification et la destruction continuelles des matériaux constitutifs, qui est inhérent à l'organisme, et non imposé par les conditions ambiantes. Ce principe revêt un intérêt tout particulier lorsqu'on envisage l'activité du système nerveux, l'irritabilité et le comportement animal. La recherche moderne a montré que nous devons considérer l'activité autonome — et c'est manifeste dans les fonctions rythmico-automatiques, par exemple — comme le phénomène primaire, et non comme une activité réflexe et réactionnelle ainsi que le soutenait la théorie précédente.

Nous pouvons donc résumer comme suit les principes directeurs de l'organicisme :

C'est une *conception totalisante du système* par opposition aux notions *analytique* et *sommative;*

C'est une *conception dynamique* par opposition à la conception *statique* et à la *théorie « machiniste »;*

Il considère que l'organisme est *activité primaire* par

opposition à la conception qui le définit comme *réactivité primaire.*

En partant de ces principes, nous pouvons surmonter le dualisme mécanicisme/vitalisme. Ces deux points de vue se fondent l'un et l'autre sur les points de vue analytiques, sommatifs et « machinistes ». Le mécanicisme n'a pas appréhendé ce qui constitue précisément les problèmes fondamentaux de la vie : l'ordre, l'organisation, la totalité, l'auto-régulation. L'investigation analytique ne les a pas résolus et la tentative faite pour les expliquer par la théorie « machiniste », c'est-à-dire en fonction de structures pré-arrangées, a échoué. Le vitalisme prend ces questions pendantes comme point de départ. Mais il ne rompt ni avec la conception sommative, ni avec la théorie « machiniste ». Au contraire : il envisage l'organisme vivant comme une somme de parties et de structures de type machiniste dirigées et complétées par un ingénieur intemporel. Driesch déclarait par exemple que l'embryon était un « agrégat de cellules juxtaposées » qu'une entéléchie intégrait en un tout unitaire. Aussi, au lieu de scruter les systèmes organiques avec un œil neuf, les vitalistes, à leur tour, partent avec l'idée préconçue de la machine organique. Conscients de l'insuffisance d'une telle notion, eu égard aux phénomènes de régulation et au problème posé par l'origine de cette machine, mais désireux de la sauvegarder quand même, ils introduisent des agents réparateurs et constructeurs de ces machines.

L'ordre et la régulation organiques n'admettent de la sorte que deux explications : ou ils dérivent d'une structure rigide de type machiniste, ou ils résultent de l'intervention d'un facteur vitaliste. Aucune de ces explications n'est satisfaisante. La thèse mécaniciste capitule devant les phénomènes de régulation et est impuissante à expliquer la genèse de la « machine »; le vitalisme, quant à lui, renonce à l'explication scientifique.

S'opposant à l'une et l'autre école, se dresse la conception organismique. Pour comprendre les phénomènes vitaux, il ne suffit ni de connaître les éléments et les pro-

cessus individuels, ni d'interpréter leur ordre en termes de structures de type machiniste; encore moins d'invoquer une entéléchie comme principe organisateur. S'il est indispensable d'opérer analytiquement afin de réunir le plus de données possible sur les constituants individuels, il est également nécessaire de connaître les lois organisatrices grâce auxquelles ces éléments et ces processus sont intégrés, lois qui caractérisent précisément les phénomènes propres à la vie. C'est là l'objet essentiel de la biologie. L'ordre biologique est un ordre spécifique, transcendant les lois qui s'appliquent à l'univers inanimé; mais cet ordre, une recherche incessante nous permet de l'approcher peu à peu. Il appelle une exploration de chaque niveau : niveau des unités, des processus et des systèmes physico-chimiques; niveau biologique de la cellule et de l'organisme pluricellulaire; niveau des unités supra-individuelles. A chacun de ces étages, des propriétés et des lois nouvelles surgissent. L'ordre biologique est dans une large mesure dynamique; nous verrons plus loin comment définir ce dynamisme.

Ainsi l'autonomie de la vie, que le mécanicisme ne reconnaît pas et qui demeure pour le vitalisme un point d'interrogation métaphysique, s'avère dans le cadre de la conception organismique un problème accessible à la science. De fait, il est déjà l'objet de recherches poussées.

On a beaucoup abusé du terme de « totalité » (*wholeness*) dans le passé. Dans son acception organismique, ce n'est ni une entité mystérieuse, ni un refuge à notre ignorance mais l'expression d'un fait empirique que nous pouvons et devons étudier à l'aide de méthodes scientifiques.

L'organicisme n'est pas un compromis, un cocktail de notions mécanistes et vitalistes, un juste milieu entre les deux écoles. Nous avons vu que les conceptions analytiques, sommatives et machinistes étaient un fond commun aux deux doctrines classiques. L'organisation et la totalité, considérées comme principes d'ordre immanents aux systèmes organiques et accessibles à la

recherche scientifique, impliquent l'adoption d'une attitude foncièrement nouvelle. Toutefois, l'organicisme connut le sort généralement dévolu aux idées novatrices : on commença par l'attaquer et par le récuser avant de déclarer qu'il s'agissait d'une vieillerie et d'un truisme. En vérité, une fois qu'on l'a comprise, cette conception ne fait que tirer les conséquences du fait évident que les organismes sont des choses organisées. Cependant, pour que cette approche libérée des préjugés pût être menée à bonne fin, il fut nécessaire (et ce l'est encore aujourd'hui en bien des domaines) de lutter contre des habitudes de pensée profondément enracinées.

Nous devons examiner la signification de l'organicisme, d'abord en tant que *méthode de recherche et théorie biologique*, ensuite sous l'angle *épistémologique.*

Le chercheur en laboratoire, engagé dans le travail expérimental, l'esprit occupé de problèmes particuliers, se méfie des « spéculations générales » qu'il abhorre. Evidemment, on ne peut s'attaquer à des questions concrètes à grand renfort de conjectures et de postulats méthodologiques : leur solution demande une patiente exploration de l'objet. Mais, d'un autre côté, ce sont les options fondamentales qui déterminent quels problèmes l'investigateur est capable de discerner, qui orientent la recherche vers les questions qui doivent se poser, qui conditionnent la procédure expérimentale, le choix de la méthode et, en définitive, le type d'explication et de théorie rendant compte des phénomènes à l'étude.

En réalité, notre sujétion envers les modes de pensée dominants est d'autant plus forte que nous en avons moins conscience. En ce sens, il ne fait aucun doute que le travail accompli et les succès obtenus par la biologie classique sont, au même titre que ses lacunes, imputables aux principes directeurs que nous avons évoqués. Un coup d'œil jeté sur n'importe quelle branche de la biologie et même, comme nous le verrons plus tard, de la médecine et de la psychologie, suffit pour nous en convaincre. De façon analogue, la conception organismique est une attitude pratique visant à déterminer

quelles sont les questions à poser et comment y répondre. Elle permet de détecter et d'aborder les problèmes essentiels que soulèvent les phénomènes de la vie (et éventuellement de les résoudre), problèmes qui, dans le cadre des théories antérieures, ou bien passaient totalement inaperçus, ou bien étaient tenus pour des énigmes inaccessibles à l'approche scientifique.

L'objectif final est de formuler des *lois exactes* qui, compte tenu des caractéristiques essentielles des phénomènes vitaux, doivent pour une large part avoir la nature de « lois de systèmes ». En ce sens l'adoption de la conception organismique est une condition préalable pour que la biologie quitte le stade naturaliste, c'est-à-dire celui de la description des formes et des processus organiques, et accède au rang de science exacte. Accomplir en biologie la « révolution copernicienne » qui, en ce qui concerne les sciences traitant de la matière inanimée, a eu lieu quand la physique moderne s'est substituée à la cosmologie d'Aristote : telle est, semble-t-il, la tâche que notre époque a vocation de réaliser.

Gardant cet avertissement en mémoire, nous allons à présent aborder quelques problèmes fondamentaux afin de voir la conception organismique à l'œuvre. Après quoi nous en examinerons les conséquences épistémologiques.

CHAPITRE SECOND

NIVEAUX D'ORGANISATION

ἕν διαφερόμενον ἑαυτῷ.

HÉRACLITE.

Se séparer, s'unir, se transmuer, se spécifier, apparaître et disparaître, se figer et s'écouler, se déployer et se contracter — c'est là le caractère fondamental de l'unité vivante.

GŒTHE. *Aphorismes sur la Nature.*

I. UNITÉS PHYSIQUES ET UNITÉS BIOLOGIQUES ÉLÉMENTAIRES

On décèle dans la nature une phénoménale architecture d'ensembles hiérarchisés qui, à chaque niveau, s'unifient en systèmes toujours plus vastes et étendus. Les structures chimiques et colloïdales s'ordonnent en structures cellulaires et en cellules — les cellules de même type en tissus — les divers tissus en organes et en groupes d'organes; ceux-ci, à leur tour, s'agencent en organismes pluricellulaires dont l'association aboutit à la formation d' « unités biologiques supra-individualisées ».

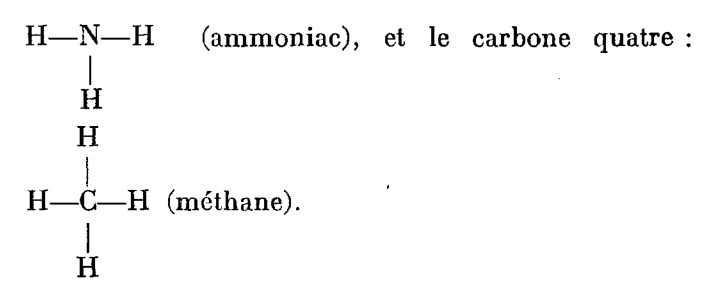
Les *unités élémentaires de la matière* sont à la base de cet échafaudage. La physique nous enseigne que les unités fondamentales dont la matière est édifiée sont les électrons et les protons (respectivement dotés d'une charge électrique négative et d'une charge positive), et les neutrons, particules qui sont, elles, dépourvues de charge électrique. Ces corpuscules sont les constituants des *atomes* des éléments chimiques : autour d'un noyau de neutrons et de protons, soleil d'un système planétaire en réduction, pourrait-on dire, gravite un (ou plusieurs) électron, chaque élément étant caractérisé par le nombre des particules-satellites entrant dans la composition de son atome. Des perturbations affectant ce système provoquent la transmutation d'une espèce chimique en une autre et la désintégration de l'atome, phénomène qui

s'accompagne de la libération d'une énorme quantité d'énergie, ainsi que la bombe atomique nous en a administré la funeste preuve.

Les associations d'atomes engendrent les *molécules* des divers composés appartenant au règne de l'inorganique comme à celui de l'organique. Alors que, du point de vue des éléments chimiques qui les constituent, les êtres vivants ne diffèrent en rien des substances organiques, les composés organiques sont, eux, spécifiques : de là la division entre « chimie non-organique » (minérale) et chimie « organique ». Le carbone occupe une place privilégiée parmi les bio-éléments : on a constaté que la vie est liée à la faculté qu'il possède de former les molécules les plus variées, les plus grosses et les plus complexes, faculté qu'aucun autre élément ne présente poussée à un tel degré. La distinction établie entre la chimie organique, considérée comme la chimie des composés du carbone, et la chimie « non-organique » se justifie encore du fait que le nombre des composés carbonés représente à lui seul plusieurs fois celui de tous les autres composés chimiques. Parmi les molécules organiques, celles qu'on appelle les *macromolécules*, dont les protéines, matériaux essentiels du protoplasme, et la cellulose de la membrane de la cellule végétale nous fournissent des exemples, se montrent déjà soumises à des lois structurales spécifiques l'emportant sur celles qui régissent les molécules non-organiques.

Qu'elles soient ou non organiques, les molécules de faible poids moléculaire se définissent au moyen de formules précises qui résultent de la saturation des valences atomiques. On sait que la valence d'un élément exprime le nombre d'atomes d'hydrogène que cet élément est capable de fixer. C'est ainsi que l'hydrogène est monovalent, H — H (molécule d'hydrogène) et l'oxygène bivalent : O(—H)(—H) (eau), que l'azote possède trois valences :

```
        H
       /
  O
       \
        H
```



Dans le cas des molécules organiques également définies par des formules structurales précises, on ne constate au niveau le plus élémentaire aucune différence fondamentale; simplement, la structure — et, par conséquent, la formule — gagne en complication lorsqu'on en arrive aux grosses molécules de la chlorophylle, de l'hémoglobine, des vitamines pour ne citer que celles-là.

Par contre, des principes structuraux nouveaux surgissent dès qu'on aborde les composés macromoléculaires. Considérons, par exemple, la cellulose. L'unité constitutive la plus simple de ce corps est un disacharide, le cellobiose; au moins trois cents de ces « unités élémentaires » réunies entre elles par des liaisons chimiques ordinaires forment une « chaîne de valence primaire ». Mais un grand nombre de ces chaînes — de quarante à soixante — s'organisent à leur tour en édifices plus complexes, les « micelles », au moyen de valences secondaires ou forces de van der Waals. Les protéines se distinguent des polysaccharides en ceci qu'elles sont composées d'unités élémentaires différentes, les acides aminés — il en existe une vingtaine. Des lois structurales dont l'élucidation est l'un des problèmes majeurs de la chimie organique moderne se retrouvent au sein des longues chaînes moléculaires. Par exemple, les amino-acides sont fréquemment arrangés selon un ordre périodique : ainsi, un maillon sur deux de la chaîne de la fibroïne de la soie est la glycine, un sur quatre l'alanine, un sur seize la tyrosine. Autre règle structurale : le poids moléculaire d'un grand nombre de protéines est un multiple de 35 000.

Il nous est d'ores et déjà possible d'énoncer trois remarques de signification générale.

En premier lieu, outre les valences de la chimie classique, nous constatons l'existence d'un plus ample champ de forces conditionnant la cohésion de la matière. Sous le nom de forces de van der Waals, on les avait déjà décelées dans les gaz dits imparfaits : engendrées par l'attraction mutuelle des molécules gazeuses, elles sont responsables des déviations observées par rapport aux équations des gaz parfaits. En tant que forces de réseau, elles jouent un rôle essentiel dans la formation de bien des cristaux et représentent également les forces de cohésion dans les solides. Comme il vient d'être dit, ce sont ces forces qui déterminent la structure des macromolécules des composés organiques et, ainsi que nous allons le voir, c'est grâce à elles que des unités micellaires peuvent s'agréger à des unités supérieures. En principe, toutes ces forces sont semblables aux forces d'affinité chimique. Toutefois, il convient de noter que les valences primaires ou centrales de la chimie classique ne constituent plus qu'une part de ces forces attractrices. En ce sens, la chimie structurale, la théorie des états gazeux, liquide et solide, la chimie des colloïdes, la cristallographie, etc., se fondent en un tout unitaire. En même temps, le fossé qui sépare les structures inertes des vivantes va s'amenuisant. A nos yeux se découvre une catégorie de forces structurantes et organisatrices, source de configurations transcendant les arrangements d'atomes et de groupes atomiques au sein de la molécule, les seuls édifices que concevait la chimie classique.

Mais, et ce sera le second point, c'est à un ordre profondément différent que nous sommes à présent confrontés. Chez les hydrates de carbone macromoléculaires en particulier, les concepts de « molécule » et de « composé chimique » cessent de s'appliquer dans leur acception traditionnelle. Par exemple, dans la formule de la cellulose $(C_6 H_{10} O_5)_n$ apparaît un nombre non-défini, *n*. Une formule rigide ne saurait rendre compte de la structure

de la cellulose qui est déterminée seulement dans le sens statistique : *environ* trois cents sucres résiduels forment une chaîne de valence centrale, *environ* quarante de ces chaînes forment une micelle.

Les micelles, enfin, peuvent s'ordonner en structures plus complexes. Ainsi l'agencement régulier des micelles de la cellulose dans la paroi de la cellule végétale aboutit, par une série continue de niveaux hiérarchisés, aux fibres microscopiques et macroscopiques. Cette hiérarchie des niveaux est particulièrement saisissante chez les protéines. Amino-acides et molécules protéiques forment les éléments d'unités supérieures qui se présentent comme des fibrilles microscopiques; celles-ci s'intègrent en fibres microscopiques qui, à leur tour, s'associent pour donner des fibres macroscopiques : c'est ce qui se passe pour les nerfs et les muscles, par exemple.

La *morphologie submicroscopique* (Frey-Wyssling, 1938) fait ainsi transition entre le physico-chimique et le biologique. La physique et la chimie classiques ne connaissaient que deux cas limites : d'une part, l'arrangement rigide des atomes et des radicaux dans les structures moléculaires et les réseaux cristallins tri-dimensionnels — d'autre part, le désordre absolu de l'agitation erratique des molécules en solution. En réalité, la série des structures physiques ne s'achève pas avec les structures moléculaires (au-delà desquelles seules les lois du hasard agiraient pour assurer la distribution des molécules dans les solutions), ni avec les structures cristallines (au-delà desquelles seules s'appliqueraient les lois de la mécanique molaire). En réalité, il y a une série ininterrompue des structures aboutissant, du niveau atomique, au niveau macroscopique. Chaque fois qu'un étage structural nouveau est atteint, il y a accroissement du degré de liberté. Ainsi, la structure moléculaire s'inscrit dans une formule précise; les composés macromoléculaires, comme la cellulose, ne peuvent se définir que de façon statistique; des arrangements micellaires, comme les fibrilles, s'ordonnent seulement selon une ou deux dimensions de l'espace, contrairement aux

cristaux classiques avec leur réseau tri-dimensionnel.

Un nouveau pas au-delà de la frontière des composés macromoléculaires nous fait aborder l'énigmatique no-man's-land qui s'étend entre l'inanimé et le vivant, règne des agents pathogènes qu'on désigne sous le nom de *virus*. La poliomyélite, la variole, la rougeole, la grippe, la rage, la fièvre aphteuse, etc., sans compter de multiples maladies végétales, sont dues à des virus, si petits, pour la plupart, que le microscope optique est impuissant à nous les montrer et dont l'observation exige le microscope électronique. On peut les isoler — les plus simples d'entre eux, en tout cas — sous forme de protéines pures et cristallisables d'un poids moléculaire énorme : celui du virus de la mosaïque du tabac, par exemple, est de 40,7 millions. Mais les virus, par ailleurs, manifestent la propriété sans doute la plus caractéristique du vivant : ils se multiplient par division. Ainsi, lorsqu'on injecte quelques centaines de molécules du virus de la mosaïque du tabac cristallisé à une plante, l'affection s'étend à toutes les parties de cette dernière, preuve que la substance virique s'est multipliée dans des proportions colossales.

Eu égard à leurs propriétés chimiques et physiques, les virus sont les représentants les mieux connus des entités que l'on peut englober sous la mention d'*unités biologiques élémentaires* et qui se définissent comme étant le plus petit système capable de reproduction ou de duplication co-variante. Les unités vectorielles de l'hérédité, les *gènes*, alignées comme les perles d'un collier et localisées dans les régions fortement colorables des chromosomes du noyau, les chromomères, sont sous bien des aspects comparables aux virus. Il existe toutefois une différence entre ceux-ci et ceux-là : alors que les virus sont des envahisseurs parasitaires d'origine externe, les gènes sont des constituants nécessaires de la cellule. La recherche génétique d'une part, l'étude au microscope des chromosomes de l'autre, nous ont conduit à admettre que les gènes, avec une taille de quelque cent millièmes de millimètre, sont du même ordre de grandeur que les

grosses molécules protéiques. Le chromosome dans son ensemble peut donc être considéré comme un « cristal apériodique» (Schrödinger, 1946). Dans les cristaux ordinaires, les points réticulaires sont occupés par des atomes ou des radicaux se succédant selon un ordre périodique; c'est ainsi que dans le réseau cristallin du sel commun, les atomes de chlore et de sodium alternent. Les chromosomes sont, par contre, des édifices cristallins constitués par des groupements d'atomes différents, les gènes.

Au groupe des unités biologiques élémentaires appartiennent les virus, les gènes et quelques autres systèmes capables de se reproduire, comme les plasmagènes du cytoplasme dont on a beaucoup discuté au cours des récentes années, et peut-être aussi les anticorps. L'existence de ces unités soulève trois problèmes capitaux.

Le premier est celui de la nature des forces qui assurent de façon spécifique le maintien de ces systèmes, forces énormes du point de vue de la physique puisque ce sont des millions d'atomes qui concourent à la constitution de ces édifices. Une molécule géante est soumise en permanence au bombardement des molécules en état d'agitation thermique de la solution environnante; et pourtant le gène est une structure d'une grande stabilité : gènes et chromosomes se transmettent inchangés à travers de nombreuses générations tant que ne se produisent pas de mutations, la fréquence de mutation d'un gène donné étant extrêmement faible.

La seconde question est celle des conditions requises pour l'accroissement de ces unités. Cet accroissement n'est pas une polymérisation ordinaire, comme celle que l'on trouve dans le caoutchouc synthétique, par exemple, où la soudure longitudinale des molécules entre elles permet une élongation de la chaîne qui peut, finalement, se rompre selon des plans perpendiculaires. Au contraire, dans le cas de la molécule virique filamenteuse, l'annexion des unités architecturantes adéquates se fait latéralement, ce qui détermine en fin de compte un clivage longitudinal; c'est ce qu'on observe directement dans la division chromosomique. Cependant les forces de

réseau ordinaires des cristaux apparaissent insuffisantes pour rendre compte de la stupéfiante spécificité avec laquelle les unités biologiques élémentaires sélectionnent les matériaux appropriés à l'exclusion de tous autres et les insèrent exactement à l'endroit approprié de la chaîne. Ces forces d'attraction spécifique sont directement observables. On sait que toute cellule somatique, animale ou végétale, possède un double jeu chromosomique, c'est-à-dire une paire de chromosomes de chaque sorte (cellules diploïdes); lors de la maturation des cellules sexuelles a lieu la méïose au cours de laquelle chaque cellule reçoit un seul lot de chromosomes (cellules haploïdes) de telle sorte que la fusion de l'ovule et du spermatozoïde au moment de la fertilisation reconstitue le stock diploïde. Un des stades caractéristiques de la méïose est celui de l'appariement : deux chromosomes viennent se disposer côte à côte; souvent, il arrive que les deux éléments du couple s'enroulent l'un autour de l'autre, d'où échange partiel de sections et, par conséquent, *crossing over*. L'appariement se fait non seulement entre des chromosomes homologues (c'est-à-dire deux membres morphologiquement correspondants du jeu diploïde), mais aussi entre des chromomères homologues (c'est-à-dire des aires chromosomiques symétriques occupées par des gènes homologues). Ainsi, il est possible par l'emploi des rayons X d'expulser un fragment de chromosome avec les chromomères dont il est porteur. Supposons qu'un chromosome ainsi mutilé entre en conjugaison avec un chromosome normal : puisqu'il y a appariement des chromomères correspondants et qu'il manque un segment à l'un des chromosomes, le chromosome complet formera une boucle. Quant à la nature des forces d'attraction spécifiques qu'exercent les unités biologiques et leurs subdivisions, on ne peut à l'heure actuelle qu'émettre des hypothèses. Selon Friedrich-Freksa, elles résultent de la distribution des charges électrostatiques dans les chaînes d'acides nucléiques; selon Jordan il s'agit d'un phénomène de résonance quantique.

Troisième problème fondamental : l'aptitude des unités biologiques élémentaires à opérer leur réduplication co-variante. « Devant cet insondable mystère de la nature, a dit Frey-Wyssling, nous ne pouvons que nous agenouiller avec vénération. » En fait, on a déjà proposé diverses théories pour rendre compte de ce phénomène. Un modèle hypothétique mis au point par l'auteur peut être décrit ici. Dehlinger et Wertz (1942) ont appliqué aux unités biologiques élémentaires le principe de « la préservation de l'état stationnaire dans les systèmes ouverts ». Selon ces auteurs, « l'arrangement le plus simple qui satisfasse aux postulats de Bertalanffy — c'est-à-dire un système où des réactions chimiques se poursuivent sans discontinuer mais qui, en dépit de ce fait, demeure stationnaire — est un cristal unidimensionnel, c'est-à-dire un agencement de molécules en nombre variable, où la diffusion des matériaux se fait de l'extérieur vers l'intérieur, et qui est capable de se diviser ». Ce modèle a été élaboré de façon plus détaillée (von Bertalanffy, 1944). On peut concevoir les unités biologiques élémentaires comme des cristallites qui, d'une part, fixant des groupes moléculaires en vertu de forces d'attraction spécifiques, sont susceptibles d'accroissement mais qui sont, d'autre part, soumis à des processus cataboliques. De tels processus engendrent des forces répulsives capables de provoquer finalement la scission du cristallite, c'est-à-dire sa réduplication co-variante.

L'hypothèse de base sur quoi se fonde ce modèle est que les unités biologiques élémentaires ne sont pas des cristaux stables, mais qu'à l'instar de tout système biologique, leurs composants sont soumis en permanence à un double processus de destruction et de régénération. Il semble qu'on ne puisse échapper à ce postulat, dans le domaine des chromosomes, tout au moins, où il a d'ailleurs été expérimentalement vérifié. Les chromosomes contrôlent les processus physiologiques de la cellule : que l'énucléation rende cette dernière inapte à perpétuer la vie en est la preuve. Vecteurs des facteurs héréditaires,

les chromosomes exercent une influence agissante sur la cellule et sur tout l'organisme. Leurs effets chimiques montrent que les gènes sont des unités à métabolisme, conclusion confirmée par l'expérience. Selon la conception moderne (Caspersson, 1941), les nucléoprotéines sont les centres de synthèse protéique les plus importants de la cellule. Les recherches de Hevesy sur l'utilisation du phosphore radio-actif par la cellule montrent que les acides nucléiques ne cessent de se dégrader et de se renouveler. C'est là pour Brachet (1945) une notion neuve et d'importance : la substance du chromosome se révèle objet de processus de régénération permanents et siège de phénomènes métaboliques. Ainsi, notre hypothèse selon laquelle les chromosomes sont des « cristaux à métabolisme » est certainement fondée. Nous avons indiqué (1944) des méthodes permettant de la vérifier expérimentalement sur les virus.

De cette conception découlent deux conséquences d'ordre général.

Premièrement : plutôt que des molécules géantes statiques ou des complexes de telles molécules, gènes et chromosomes se présentent comme des structures dynamiques, comme des « cristaux métaboliques apériodiques ». Leur persistance est imputable à une configuration qui se maintient en état de flux et non en état de repos.

Deuxièmement : à la question si controversée de savoir si les virus sont des « organismes vivants » ou des « auto-catalyseurs inertes », la théorie exposée plus haut permet d'apporter une réponse. Il ressort des travaux récents que la dénomination de « virus » est une rubrique générale sous laquelle on range des unités de nature extrêmement variée. Sous ce vocable, on englobe des molécules protéiques géantes (comme le virus de la mosaïque du tabac); des agrégats de molécules (comme le virus de la maladie à polyèdres des insectes [1]; des

1. Cf., toutefois, G. H. Bergold, 1950. (N. D. A. pour l'édition anglaise.)

formations présentant des différenciations décelables au microscope électronique (comme la vaccine); enfin, des formes déjà voisines des structures bactérielles, tels les organismes à déperdition d'eau, les rickettsias de la méningite cérébrospinale, etc. En nous limitant aux formes du type de la protéine de la mosaïque du tabac, nous considérerons le virus comme un cristallite à métabolisme capable de fixer des groupements moléculaires ambiants et, par là, susceptible de croissance et, finalement, de division. Mais il est incapable de vie autonome, c'est-à-dire qu'il ne peut opérer la synthèse primaire des molécules organiques. La condition nécessaire à la réalisation de telles synthèses, c'est-à-dire la présence d'un système d'enzymes, fait défaut aux particules viriques. Les unités biologiques élémentaires présentent donc des phénomènes de croissance et de multiplication; mais la synthèse intégrale, c'est-à-dire la capacité d'édifier *de novo* les molécules organiques, demeure le privilège de la cellule en tant que telle.

II. CELLULE ET PROTOPLASME

Nous en arrivons donc à la cellule considérée comme unité fondamentale de vie. La cellule, c'est-à-dire une unité essentiellement constituée d'un noyau et de cytoplasme, est le plus simple des systèmes capables d'existence autonome que nous connaissons. Il est vraiment stupéfiant de penser que tous les êtres vivants, de l'algue unicellulaire minuscule à l'arbre géant de quelque trois mille ans d'âge, de l'amibe à l'homme, sont construits à partir de ces mêmes unités combinées entre elles selon des modalités d'une infinie diversité. Ce fait est l'indice de l'existence d'une loi structurale fondamentale.

D'un point de vue physico-chimique, le protoplasme est un système colloïdal extrêmement complexe dont les phases, dispersées en milieu aqueux, sont représentées

par des particules d'une grande multiplicité de taille, d'état agrégatif, de nature physique, de composition chimique et d'activité physiologique; et dont le degré de dispersion et le degré de transition entre l'état de sol et celui de gel sont éminemment variables et changeants.

Il est toutefois évident qu'un système colloïdal, si grande soit sa complexité, n'aura pas pour autant le comportement paradoxal de l'être « vivant » qui persiste en se maintenant dans un état métabolique stationnaire au lieu d'atteindre l'état d'équilibre comme le font les systèmes physico-chimiques banals. Ainsi sommes-nous confrontés au problème de l'organisation spécifique du protoplasme. Selon une notion moderne largement adoptée, le protoplasme aurait une structure réticulaire (Frey-Wyssling, 1948); les particules submicroscopiques formeraient une trame fibreuse instable, leurs longues molécules filiformes — celles des protéines en particulier — se soudant par leurs chaînes latérales aux points nodaux (*Haftpunke*) du réseau. La théorie des *Haftpunkte* définit certainement un important principe de l'organisation du protoplasme et rend compte d'un grand nombre des propriétés physico-chimiques de celui-ci.

Cependant, une conception statique et structurale du protoplasme ne nous offre pas une solution pleinement satisfaisante et il nous faut revenir aux critiques précédemment exposées d'un point de vue général (v. p. 35, sq.) sur l'insuffisance de l'explication en termes de structures.

Il y a une génération et plus, Hofmeister (1901) tenta de répondre à la question de l'agencement des processus intracellulaires. Dans une cellule du foie, par exemple, quelque cent mille fois plus petite qu'une tête d'épingle, ont lieu une multitude de réactions qu'un chimiste ne pourrait reproduire qu'en mettant en œuvre des moyens d'une extrême puissance (pour autant qu'il fût même capable de les reproduire) mais que la cellule effectue de main de maître par le truchement d'enzymes spécifiques. Le fait que les réactions se succèdent sans entraves et selon un ordre qui permet à la vie de se maintenir fut

expliqué par Hofmeister sur la base de la théorie, alors en vogue, de la structure alvéolaire du protoplasme, qui avançait qu'une trame spumeuse subdivisait le protoplasme en minuscules vaisseaux de réaction individualisés. L'idée qu'une structure alvéolaire ou spumeuse serait la structure fondamentale et universelle du protoplasme est maintenant abandonnée. C'est pourtant cette notion de base qui réapparaît, inchangée, dès que nous évoquons des processus isolés et ordonnés en fonction de données structurales différentes, tels que la fixation d'enzymes au niveau de certaines structures microscopiques ou de certains points de la trame moléculaire sous l'action de forces d'affinité chimique, d'adsorption, électriques ou autres.

Bien qu'elle ait été démontrée en beaucoup de cas, cette fixation enzymatique au niveau des structures protoplasmiques d'un ordre de grandeur microscopique et submicroscopique n'explique pas de façon décisive l'agencement des processus intracellulaires. Le protoplasme est souvent dans un état d'extrême fluidité : sa circulation et sa motilité en sont la preuve. Sa structure colloïdale est des plus variables. Son volume peut être pour le moins décuplé par plasmolyse, ce qui ne l'empêche pas de rester vivant et de se montrer capable de déshydratation réversible (Höfler). Ces faits paraissent difficilement compatibles avec l'existence d'une trame moléculaire permanente. Des expériences effectuées sur des œufs centrifugés et disséqués montrent que même une séparation très poussée des phases, la destruction des structures microscopiques et submicroscopiques du cytoplasme n'entraînent pas nécessairement un bouleversement dans le développement. Le point capital est que le protoplasme se maintient à travers la destruction et la régénération continuelles de ses matériaux constitutifs, ce qui présuppose une rénovation incessante et régularisée des structures.

L'organisation protoplasmique n'est donc pas statique mais dynamique. L'ordonnance primordiale des processus ne peut être imputée à des conditions structurales

préétablies : il faudrait plutôt considérer que le processus global porte son ordre en lui-même et l'interpréter comme un état stationnaire auto-régulateur. C'est ce qui permet au système de présenter une large tolérance aux traumatismes tant que ses structures fixes sont clairsemées; par contre, une fois la structuration établie, comme c'est le cas dans le développement de l'embryon lorsque le protoplasme se différencie en territoires primordiaux (v. p. 99), la destruction irréversible ou la translocation des structures entraîne des troubles irréparables.

Un certain nombre de faits, bien qu'encore épars, sont là pour confirmer le bien-fondé d'une telle conception. Il est probable que les différents constituants de la cellule ne sont pas présents en tant qu'individus chimiques définis mais comme membres d'un équilibre dynamique et polyphasique. Ainsi, Sörensen soutient-il que les protéines cellulaires ne sont pas formées de molécules nettement définissables mais représentent « un système de composants réversiblement dissociable », susceptible, le cas échéant, de se morceler et de se reconstituer à partir d'un fragment. En soumettant l'œuf transparent de l'oursin au spectromètre à ultra-violet, Vlès et Gex ont obtenu un spectre ne correspondant pas à celui de la protéine. Le spectre protéinique type ne fait son apparition qu'une fois la cellule détruite par cytolyse en solution diluée ou par broyage.

Il n'y a guère qu'une façon d'interpréter ce résultat : les protéines, en tant que composés chimiques permanents, sont les produits d'une stabilisation et n'existent pas sous cette forme dans la cellule vivante où elles se présentent au contraire comme éléments participant à un certain équilibre dynamique. Il est également probable, dans une certaine mesure tout au moins, que les structures cellulaires ne sont pas spontanées, c'est-à-dire qu'au lieu d'avoir pour base un équilibre physicochimique stable, leur maintien exige un apport d'énergie. Il y a bien longtemps que Meyerhof a souligné la disproportion existant entre l'énergie apparemment

consommée durant le procès de segmentation et celle produite par la respiration embryonnaire. Il concluait que, selon toute vraisemblance, nous n'avons qu'un aperçu fragmentaire du travail réellement effectué, et que ce travail accompli au niveau d'éléments de dimensions infimes est indispensable au maintien de la structure cellulaire.

L'organisation protoplasmique est donc le point de confluence du problème de l'ordre fondé sur les structures et de celui de l'état stationnaire se conservant dans le flux des processus. La théorie de demain devra prendre en considération l'un et l'autre de ces aspects.

III. LA THÉORIE CELLULAIRE ET SES INSUFFISANCES

L'accusation de carence portée à l'encontre de la « théorie cellulaire » est un des chevaux de bataille favoris de la biologie « holistique ». Pour apprécier en connaissance de cause la valeur de cette critique, il importe de définir clairement le contenu de la théorie.

La cellule, système dont le cytoplasme et le noyau sont les constituants essentiels, est l'élément structural le plus important de tous les organismes, végétaux aussi bien qu'animaux. C'est là un fait expérimental qu'on ne saurait ni contester ni étiqueter « théorie ». Cette notion et l'ensemble de tous les faits particuliers à la structure et à la fonction des cellules peuvent être intitulés « doctrine cellulaire ».

La « théorie cellulaire », cependant, va au-delà de ces données empiriques. Elle a une triple signification : *morphologique :* la cellule représente l'élément architecturant, unique et omniprésent, de l'univers vivant — les organismes pluricellulaires sont des agrégats de cellules; *embryologique :* le développement de l'organisme est la résultante de l'action des cellules de l'embryon

prises individuellement; *physiologique :* la cellule est l'unité fonctionnelle élémentaire. Déjà en 1839, Schwann, le fondateur de la théorie cellulaire, se demandait si c'était l'ensemble de l'organisme qui était responsable de la croissance et du développement des cellules, ses unités constitutives, ou si, au contraire, l'organisme était déterminé par le travail fondamental des forces à l'œuvre au sein des cellules; et Schwann s'est prononcé en faveur de cette dernière éventualité.

En ce qui concerne la première thèse, la thèse morphologique, l'assertion traditionnelle selon laquelle « tout organisme est formé de cellules » est incorrecte, exprimée sous cette forme apodictique. Longtemps, des protozoaires complexes, comme les ciliés, furent classés comme organismes « non-cellulaires ». L'unique cellule de la paramécie contient des organites analogues aux organes des êtres pluricellulaires : une bouche et un anus, des structures contractiles et neuro-fibrillaires, des appareils locomoteurs, et cætera. Il s'ensuit que la cellule de l'organisme unicellulaire est l'homologue des organismes pluricellulaires considérés en tant que tels, et non des cellules individuelles dont ceux-ci se composent.

La nature a, en fait, tenté à diverses reprises de créer des organismes d'une taille considérable sans différenciation cellulaire. Un groupe d'algues vertes, les *Siphoneae*, peut servir à illustrer cette tentative. Les représentants pélagiques de ce groupe atteignent fréquemment plusieurs mètres; ils possèdent une « tige » rampante, des « racines » délicatement ramifiées, des « feuilles » diversement pennées ou crénelées : et pourtant cette algue n'est qu'une unique cellule, géante et polynucléée. Il est vrai que ce plan d'organisation non-cellulaire — la rareté des formes de ce type en est d'ailleurs la preuve — n'a, de toute évidence, pas été concluant sur le plan pratique. La différenciation cellulaire dote l'organisme d'une importante structure utile qui lui confère en particulier l'avantage d'un large développement des surfaces. Comme c'est au niveau des surfaces qu'ont lieu les échanges, on comprend que l'organisation non-cellu-

laire est défavorisée par rapport à l'organisation cellulaire. La différenciation cellulaire facilite en outre la différenciation fonctionnelle; les membranes cellulaires et, d'une autre façon, la turgescence chez les cellules végétales, assument une fonction mécanique importante. Des considérations de cet ordre nous expliquent l'obstination avec laquelle la nature, dans sa progression vers des formes d'organisation plus élevée, s'en tient avec entêtement au principe de la structure cellulaire. Pourtant les animaux supérieurs eux-mêmes ne sont pas exclusivement formés de cellules. On constate dans tous les organismes la présence de structures non-cellulaires : ce peut être, par exemple, un protoplasme qui, au lieu d'être organisé en cellules typiques, se constitue en masses polynucléaires (plasmodes et syncitium), en fibres musculaires et nerveuses, en fibres de tissu conjonctif, substance de soutien ou substance intercellulaire, en humeurs, etc. Un organisme supérieur ne peut donc être simplement appelé une « colonie de cellules ».

Des remarques semblables s'appliquent aux deux autres aspects de la théorie cellulaire. Le développement d'un organisme multicellulaire n'est pas une somme d'actions cellulaires : il est une fonction de l'embryon tout entier, fonction opérant à tous les stades, uni- ou pluricellulaires, ainsi que la régulation, la détermination et les mouvements morphogénétiques (v. pp. 88, 95) le montrent. Physiologiquement parlant, c'est la totalité de l'organisme qui détermine l'action des cellules, et non l'inverse. La différenciation des fonctions n'a pas lieu à partir des cellules mais à partir des organes, lesquels peuvent être soit des éléments cellulaires, soit des cellules, soit des complexes de cellules (Heidenhain, 1923).

IV. PRINCIPES GÉNÉRAUX D'ORGANISATION

Les modalités architecturales que nous décelons au sein de l'organisme ne sont pas le monopole de la biologie : nous les retrouvons également dans les domaines de la psychologie et de la sociologie. C'est ce que nous pouvons appeler *l'ordre hiérarchique* dont Woodger (1937) a défini les principes en s'appuyant sur les données de la logistique.

Par abstraction, on peut dire qu'il y a ordre hiérarchique — ordre qu'on peut figurer par un carré divisé en quatre carrés plus petits, divisés à leur tour en quatre, et ainsi de suite — lorsqu'un objet *O* est dans un rapport *R* vis-à-vis de ses termes ou « membres » *M*, lesquels sont eux-mêmes dans un rapport *R* vis-à-vis des termes subséquents. Dans l'exemple du carré, *R* signifie : être le quart du membre immédiatement supérieur. Un « niveau » est une classe de membres ayant vis-à-vis de *O* la même puissance que *R*. Les exemples suivants d'ordre hiérarchique en biologie sont empruntés à Woodger.

I. *La hiérarchie de division*, c'est-à-dire l'ordre cellulaire quadridimensionnel engendré par la division de la cellule-mère et des cellules-filles. La relation *R* (*d*) signifie ici : « être le descendant direct d'une cellule ». *O* est représenté par la cellule-mère; les cellules des première, seconde, ... etc., générations représentent les premier, second, ... etc., niveaux hiérarchiques.

Il existe deux catégories de hiérarchie de division : (*a*) celle dont les membres (c'est-à-dire les cellules) sont tous des organismes indépendants (protistes); (*b*) celle dont seul le premier membre, le zygote, est indépendant, les autres demeurant associés et représentant par conséquent les éléments constitutifs d'un tout organique (plantes et animaux pluricellulaires).

II. Des conditions définies en I (*b*) naît la *hiérarchie spatiale* de l'organisme pluricellulaire, ordre hiérar-

chique de parties associées à des systèmes d'ordre ascendant. *O* est ici l'organisme en sa totalité, *M* ses composants, *R* (*s*) les relations organisatrices existant entre tel composant et tel autre appartenant au niveau suivant.

Parmi les « parties » dont un système organique est formé, il convient de faire une distinction entre les « composants » et les « constituants ». Un « composant » est un ensemble de parties ayant entre elles un rapport *R* (*s*) : noyaux, cellules, tissus et organes, par exemple, sont des composants et nous distinguerons :

a) les composants de la cellule;

b) les cellules;

c) les complexes cellulaires.

Un « constituant » est, quant à lui, un élément extérieur à la hiérarchie, c'est-à-dire qu'il est impossible de subdiviser en composants élémentaires : telles sont, d'après Woodger, les substances de soutien du cartilage et de l'os, les fibrilles du tissu conjonctif, le plasma sanguin, le vitellus, les granules de sécrétion, etc. Les constituants sont toujours « morts ».

Cette dernière définition paraît, cependant, avoir un caractère trop limitatif. Ce qui est extérieur à la hiérarchie de division des cellules n'est pas nécessairement extérieur à la hiérarchie spatiale de l'organisme. La substance intercellulaire du tissu conjonctif, par exemple, est extérieure à la hiérarchie de division — c'est-à-dire qu'elle n'appartient pas à la relation *R* (*d*) — mais elle est en partie résoluble en composants hiérarchiquement ordonnés : systèmes fibrillaires de divers ordres, fibrilles, arrangements micellaires, etc. Non seulement les composants de la cellule et les cellules, mais encore des complexes cellulaires, peuvent avoir la faculté de se diviser comme Heidenhain (1923) l'a démontré dans sa doctrine des histo-systèmes (v. p. 67, sq). En outre la substance interstitielle (et c'est également vrai pour d'autres formations) n'est pas extérieure à la relation organisatrice *R* (*s*). Elle est, au même titre que les cellules, un composant indispensable des tissus de niveau supérieur. Chez les plantes en particulier,

nous trouvons beaucoup de structures (membranes cellulaires, liège, canaux et vaisseaux ligneux) qui, pour être « mortes », n'en sont pas moins des parties nécessaires de l'organisme « vivant ». Les parties chimiques et non-organiques, telles que l'eau, les hormones, les ions, même lorsque sans faire partie des cellules, elles sont localisées dans les fluides corporels, appartiennent forcément au système qu'est l'organisme, c'est-à-dire qu'elles participent à la relation *R* (*s*). L'organisme pluricellulaire n'est pas exclusivement une hiérarchie cellulaire bien que les cellules soient les unités ultimes dotées de vie autonome.

Ces considérations sont un facteur d'appréciation important dans le cadre d'un problème histologique fort controversé, à savoir la signification de la substance intercellulaire. Les tissus de soutien de l'organisme animal (tissu conjontif, cartilage, os, dentine, etc.) sont pour une large part une substance interstitielle à inclusions cellulaires. Deux points de vue antagonistes s'affrontent ici. Selon le premier, la substance interstitielle doit être considérée comme une sécrétion « morte » produite par les cellules, qui sont seules vivantes; la seconde école, qui voit dans la substance interstitielle le résultat d'une transformation du protoplasme vivant, défend la notion de « masse vivante » englobant à la fois les cellules et la substance intercellulaire.

Se fondant sur la conception organismique, von Bertalanffy (1932) a indiqué : premièrement, que la croissance et la morphogénèse des substances intercellulaires ne nous autorisent nullement à affirmer que celles-ci sont dotées de « vie » autonome; deuxièmement, que leur formation est due, non à la sommation des actions cellulaires individuelles, mais à l'activité unitaire du tissu tout entier, qui est souvent symplasmatique; et, troisièmement, qu'à la notion de « masse vivante » il convient de substituer le concept de « système ». Au sein de l'ordre hiérarchique propre à l'organisme, les cellules d'abord, les tissus ensuite, sont « vivants »; et, dans l'architecture des tissus, les substances intercellulaires

jouent un rôle comparable à celui qui, dans la cellule, revient aux membranes ou aux fibrilles, non-vivantes en elles-mêmes, mais collaborant à un système qui, pris dans son ensemble, est vivant.

Les récents progrès de l'histologie, en particulier la « théorie de l'organisation intercellulaire » de Huzella (1941), confirment le point de vue organismique. La théorie cellulaire classique, se fondant seulement sur l'étude des structures et des fonctions des cellules, était impuissante à expliquer comment un tout unitaire de structure définie et harmonieusement coordonné pouvait surgir de l'agrégat des cellules issues de la segmentation de l'œuf. D'un autre côté, en réaction contre la théorie en question, on vit éclore une conception « totalitaire » qui, négligeant l'individualité des cellules, considérait ces dernières, les substances intercellulaires, les fibrilles, etc., comme une continuité protoplasmique, syncytiale de la « masse vivante ». La théorie de l'organisation intercellulaire, en accord avec la théorie cellulaire, met l'accent sur le fait que les cellules sont les unités autonomes ultimes de la vie et n'admet ni la notion de masse vivante, ni celle de protoplasme extracellulaire.

Les structures intercellulaires sont par ailleurs un facteur important de l'intégration et de la totalité organiques. Dérivés cellulaires inertes, elles agissent à travers leur continuité comme médiateurs entre les cellules vivantes. Selon Huzella, le « système élastomoteur » des membranes et des fibrilles représenté, aux stades ontogénétique et phylogénétique initiaux, par les fibres argyrophiles (système de fibrilles ténues fixant le nitrate d'argent) remplit, outre ses fonctions de soutien, un rôle édificateur et intégrateur jusqu'alors insoupçonné. Il constitue le milieu vital des cellules qu'il héberge; c'est une réserve de matériaux et de fluides nutritifs et un intermédiaire assurant les relations intercellulaires. Agissant comme une armature où les cellules viennent s'insérer, il leur fournit ainsi leur cadre morphogénétique. L'origine extracellulaire, la nature inerte et la fonction morphogénétique du système argyrophile ont

été expérimentalement démontrées *in vitro*. A partir d'extraits de tissus conjonctifs, on est parvenu à produire des structures fibrillaires et membraneuses susceptibles d'être peuplées de cellules, aussi bien *in vivo* qu'en culture de tissus. En laissant cristalliser des solutions salines mélangées à une solution de substance fibrillaire, on a obtenu des squelettes fibrillaires reproduisant la forme du cristal. Si, après élimination du sel par lavage, ce « fibrillogramme » est employé comme charpente pour une culture de tissu, les cellules vivantes l'envahissent et rétablissent la configuration du cristal originel.

Enfin, d'après Huzella, le système intercellulaire est à la base de l'intégration physiologique. Puisque la traction mécanique aboutit à former des fibrilles orientées de façon définie, il nous permet, par exemple, d'expliquer certaines adaptations fonctionnelles. Dans le cas de la cicatrisation, le liquide qui remplit la cavité d'une plaie, acidifié du fait de l'inflammation, contient une solution fibrillaire; celle-ci peut engendrer une trame, véritable voie royale qu'empruntent les cellules immigrantes venant repeupler le tissu granuleux. La pathologie cellulaire demande donc à être révisée en fonction de la théorie de l'organisation intercellulaire. La maladie ne saurait être entièrement réduite à un trouble affectant les cellules individuelles : ce sont pour une large part des troubles du système intercellulaire qui en sont responsables. Ainsi, ce système joue-t-il un rôle important dans la croissance prolifère des tumeurs : les fibrilles du tissu conjonctif entourant le cancer facilitent et suscitent l'invasion des cellules malignes.

III. Un troisième cas d'ordre hiérarchique analysé par Woodger est la *hiérarchie génétique*. Cette fois, l'ovule fertilisé représente le premier niveau et les générations successives de sa lignée constituent les niveaux suivants. La relation *R* (*g*) signifie ici « être dans un rapport de descendance directe ». Dans la reproduction bisexuée, la hiérarchie génétique n'est toutefois qu'un aspect d'un système plus compliqué, de nature réticulaire, l'œuf étant dans une relation *R* (*g*) vis-à-vis des deux parents.

IV. Des principes d'organisation semblables ont été formulés par Heidenhain (1923). Selon cet auteur, l'organisme est une architecture d'*histo-systèmes* superposés en séries d'ordre ascendant, les systèmes superordonnés englobant les systèmes subordonnés. Dans le nerf, par exemple, on trouve, comme histo-systèmes « encapsulés », les neuro-fibrilles, les neurones et, finalement, le nerf macroscopique. La faculté de se reproduire par division est un attribut distinctif des histo-systèmes. La multiplication par division n'est pas le monopole des composants de la cellule (chromosomes, noyaux, chloroplastes, etc.) et, bien sûr, des cellules elles-mêmes : c'est également une propriété des tissus comme systèmes cellulaires. Lorsque les histo-systèmes, au lieu de se séparer après division, demeurent agglomérés, ils engendrent de nouveaux systèmes d'ordre plus élevé. Les unités glandulaires ou adénomères peuvent être citées comme exemple : se divisant sans pourtant se scinder complètement, elles buissonnent progressivement jusqu'à former une arborescence glandulaire. Ce principe de « division et synthèse » est commun à beaucoup d'organes de type glandulaire, comme les villosités intestinales, les papilles gustatives, les reins, etc. Il s'applique aussi aux feuilles dont les formes variées peuvent, selon Heidenhain, être dérivées de constructions géométriques.

V. Un organisme ne manifeste pas seulement une *hiérarchie morphologique d'éléments* mais encore une *hiérarchie physiologique de processus*. Pour nous exprimer de façon plus précise, nous dirons qu'un organisme n'est pas une hiérarchie unique susceptible d'être décrite en termes de morphologie, mais un système de hiérarchies qui se chevauchent de bien des manières et ne correspondent pas toujours à la hiérarchie morphologique. Ainsi, dans l'activité locomotrice de l'animal, on peut recenser les niveaux suivants :

1° des réactions physico-chimiques ayant lieu dans le muscle;

2° des contractions musculaires;

3° des réflexes simples déterminés par des centres spinaux;

4° des réflexes composés mettant en œuvre des ensembles musculaires : chaînes-réflexes, action des muscles synergiques et antagonistes, etc.;

5° des réactions tropo-tactiques, c'est-à-dire des réflexes concernant les organes locomoteurs d'un seul côté du corps, ayant pour effet d'orienter l'organisme par rapport à la source ou au stimulus;

6° des réactions globales, dirigées et unifiées par les centres nerveux supérieurs qui coordonnent les mouvements individuels et peuvent également établir une corrélation avec des expériences antérieures;

7° des réactions sociales sous le contrôle des unités supra-individuelles (activités des individus dans les colonies d'insectes, par exemple).

Cette hiérarchie des processus est bien moins rigide que l'organisation morphologique. Il arrive que la première corresponde à la seconde lorsque tel processus intéresse un composant morphologiquement défini, mais ce n'est pas une nécessité absolue. L'association de certains composants, l'ensemble formé par le tissu glandulaire et les îlots de Langerhans, par exemple, constitue un composant supérieur — ici, l'organe appelé « pancréas » en anatomie. Mais un composant peut, sur d'autres plans, coopérer avec un autre morphologiquement très éloigné de lui et former avec lui un système fonctionnel d'un ordre plus élevé. Dans l'exemple du pancréas, les cellules des îlots collaborent avec le foie pour régulariser, par le truchement de l'insuline, la diffusion du sucre dans le sang, constituant ainsi un organe physiologique.

C'est là un fait dont l'intérêt est considérable car il en découle que certains « organes » ne représentent pas des unités morphologiques. Alors que l'anatomie classique se fondait sur l'architecture morphologique, l'anatomie moderne préfère parler de « systèmes fonctionnels » (Benninghoff). Des systèmes d'action, comme le système locomoteur constitué d'os, de muscles et de

nerfs, ne sont intelligibles qu'au travers des interactions de leurs composants. On peut aller jusqu'à dire que le progrès le plus important de l'anatomie moderne a été la découverte de ces systèmes fonctionnels, système réticulo-endothélial et système *pacemaker*, régulateur du rythme cardiaque (Aschoff, etc.), par exemple.

VI. Un autre ordre hiérarchique important peut être appelé la *ségrégation hiérarchique*. Le développement embryonnaire nous en offre l'exemple le plus évident. L'œuf, système originellement unitaire, subit un processus de ségrégation progressive aboutissant à la constitution de « champs » individualisés qui déterminent d'abord des complexes d'organes, puis des organes distincts, des parties d'organes, etc. Ainsi l'ectoderme et l'endoderme se différencient au sein de l'embryon en tant que tel. Dans le premier, s'établissent les régions de l'épiderme et de la plaque médullaire présomptifs; dans la plaque médullaire présomptive se constituent des régions correspondant au cerveau et à la moelle; dans la zone cervicale se forme l'ébauche ou *anlage* de l'œil; etc.

En termes d'ordre hiérarchique, l'objet *O* est représenté ici par l'œuf initialement unitaire, et les niveaux successifs par les ségrégats des premier, second, ... ordres. Il importe de noter qu'il n'y a pas coïncidence entre la ségrégation et l'organisation cellulaire dans la hiérarchie de division. La ségrégation se manifeste, en ce qui concerne les œufs en mosaïque, dans l'ovule avant qu'il se divise; en ce qui concerne les œufs à régulation, dans un complexe déjà pluricellulaire. L'apparition des facteurs responsables de la destinée des différents territoires n'est pas due au fait que l'œuf se subdivise en composants cellulaires par suite de la segmentation; ces facteurs doivent être considérés au contraire comme l'antécédent dynamique qui incite un groupe de cellules à devenir tel composant. C'est ce que montrent les expériences de régulation où l'excision, la translocation, l'addition de cellules, etc., n'altèrent pas la ségrégation des ébauches.

La hiérarchie de ségrégation, caractère typiquement biologique, est également présente dans les domaines psychologique et sociologique. L'ordre hiérarchique dans les systèmes physiques, représenté chez les cristaux, par exemple, par des réseaux spatiaux, résulte de l'intégration de systèmes initialement indépendants — atomes dans le cas des cristaux — à une unité supérieure. En biologie, nous avons affaire au contraire à un tout primaire qui se scinde en sous-systèmes par voie de ségrégation. C'est ce qui se passe au cours du développement de l'embryon. Sur le plan phylogénétique également, la différenciation progressive de l'organisme se traduit par une ségrégation des fonctions qui, primitivement indivises dans la cellule, se diversifient pour donner des systèmes distincts assumant des rôles précis : absorption de nourriture, réponses aux stimuli, reproduction, etc.

Il en va de même en psychologie. Pour les associationnistes classiques (v. p. 249 et sq.), les sensations ponctuelles, correspondant à l'excitation des récepteurs élémentaires de la rétine, par exemple, sont les éléments primaires de l'expérience, et elles sont intégrées secondairement en tant que formes perçues (*gestalten*). Or, les travaux modernes nous conduisent à considérer que l'élément primaire est probablement un tout indivis, pour ainsi dire, amorphe, et que c'est ce tout qui se différencie progressivement. La pathologie nous le montre bien. Chez les convalescents dont les centres cérébraux ont été lésés, ce ne sont pas les sensations isolées qui réapparaissent les premières : une lumière ponctiforme n'est pas perçue comme un point lumineux mais comme un vague halo éclairé; la perception des formes, puis des points ne se rétablit que progressivement. A l'instar du développement embryonnaire, la restauration de la vision va de l'indifférencié au différencié. L'évolution phylogénétique de la perception suit sans doute le même processus.

VII. Le concept général d'ordre hiérarchique exige d'être précisé sur différents points.

En premier lieu, *l'interaction* des parties dans les systèmes organiques est plus ou moins étroite.

Chez les métazoaires primitifs, comme les cœlentérés, les cellules jouissent d'une notable latitude de migration et de phagocytose indépendante. Chez les animaux supérieurs, au contraire, cellules et tissus sont rigoureusement subordonnés au tout. Nous pouvons parler ici d'une intégration progressive. Plus on s'élève dans l'échelle des êtres, plus grande est la différence entre le comportement des parties, selon qu'elles sont isolées ou associées à l'ensemble, et plus le comportement des parties isolées s'appauvrit si on le compare au comportement de l'organisme entier.

Il existe chez les animaux supérieurs trois grands systèmes d'intégration : les humeurs corporelles qui distribuent les aliments et l'oxygène aux tissus et aux organes et procurent aux cellules le milieu intérieur optimum; les hormones, régulateurs chimiques et spécifiques des fonctions; le système nerveux, enfin, appareil de réponse aux stimuli ambiants, qui est en outre nécessaire à l'intégration de l'organisme.

L'intégration progressive va de pair avec la *différenciation progressive* des parties, ce qui signifie en même temps spécialisation ou, pour parler métaphoriquement, « division du travail ». On retrouve chez tous les êtres vivants, des organismes unicellulaires les plus rudimentaires aux animaux les plus hautement développés, les mêmes activités fondamentales : métabolisme, croissance, irritabilité, reproduction, hérédité, etc. Mais, alors que tous ces processus sont, chez l'amibe, le fait d'un seul et même substratum, le protoplasme de son unique cellule, ces fonctions sont, dans le cas des organismes supérieurs, distribuées parmi des organes et des systèmes divers. Seule la spécialisation rend l'extension et le raffinement des fonctions possible. Mais cet avantage doit se payer par ailleurs.

Différenciation progressive veut aussi dire *mécanisation progressive*, — nous entendons par là l'éclatement d'une activité originellement unitaire en un agrégat

d'actions plus ou moins indépendantes — et, par conséquent, une perte progressive de la régulabilité. Quand certaines parties remplissent une fonction de façon plus ou moins exclusive, la faculté régulatrice, c'est-à-dire la capacité d'assumer d'autres fonctions en cas de nécessité, disparaît. La destruction des parties se traduit alors par d'irréparables dommages. Une analogie empruntée à la sociologie nous fournira une parfaite illustration de cette règle. Chaque membre d'une société primitive est tout à la fois cultivateur, artisan, guerrier et chasseur. Le progrès culturel n'est possible que dans la mesure où les membres du groupe se spécialisent professionnellement. Seulement, le spécialiste devient alors irremplaçable et, hors du cadre de son métier, il est beaucoup plus démuni que le sauvage. Robinson Crusoé dans son île déserte est autrement désarmé que Vendredi : s'il parvient tout juste à demeurer en vie, c'est parce qu'une fée tutélaire a jeté sur le rivage toutes sortes de biens civilisés à son intention.

Il en va de même en biologie : la détermination progressive des territoires embryonnaires ou celle du système nerveux dont la régulabilité décroît à mesure que la différenciation s'établit et que les centres se fixent, nous le démontre.

Il n'y a progrès possible de l'organisme que par la différenciation et la spécialisation, au plan de son organisation interne et au plan de son adaptation aux conditions de milieu données. La rançon de ce progrès est la mécanisation des parties qui se concentrent sur une seule fonction, d'où perte de la plasticité nécessaire pour faire face aux traumatismes.

Le perfectionnement de la différenciation aboutit en outre à ce que certaines parties acquièrent la prédominance sur d'autres; l'extension de la différenciation est donc liée à un accroissement de la *centralisation*. Aussi, dans le cas d'une hiérarchie suffisamment développée, découvrons-nous un principe d'échelonnement et de subordination des parties (A. Müller). Dans la cellule, c'est le noyau, chez les animaux supérieurs le système

nerveux, qui constituent l' « organe central », c'est-à-dire celui sur lequel repose essentiellement l'intégration. Cependant, l'ordre de l'organisme ne ressemble pas à celui, univoque, d'une armée : c'est un complexe de dispositifs diversement agencés qui influent les uns sur les autres. Nous pouvons par exemple considérer le cerveau comme l'organe directeur central : il ne peut pourtant plus fonctionner si le cœur s'arrête quelques secondes; nous n'avons pas le droit, pourtant, de dire que le cœur est l'organe le plus important, puisque, pour peu que le foie cesse de sécréter le sucre indispensable à son fonctionnement, il est frappé d'impuissance — et le foie, à son tour, ne remplit sa tâche que si le cœur assume correctement la sienne (von Neergard).

Ce principe d' « échelonnement » et des « parties directrices » possède, lui aussi, une valeur générale dont l'organisation morphologique n'a pas le monopole : il opère en bien d'autres domaines. Ainsi, le développement embryonnaire est sous le contrôle de territoires définis, les organiseurs. Les catalyseurs organiques sont également tributaires d'un ordre (Mittasch), depuis les enzymes affectés de façon hautement spécifique à une réaction déterminée, en passant par les bio-catalyseurs, tels que les substances de la croissance chez les plantes ou les substances organisatrices qui, chez les animaux, régularisent une multitude de processus vitaux, jusqu'aux bio-catalyseurs directeurs (un grand nombre d'hormones, par exemple) ayant une influence psychophysique considérable sur l'ensemble de l'organisme. Même ordre échelonné au niveau des gènes où l'on passe successivement de ceux qui contrôlent des caractères isolés, souvent insignifiants, à ceux qui tiennent sous leur dépendance des groupes de caractères au pleiotropisme plus ou moins accusé (v. p. 107) pour aboutir aux gènes « superordinés » ou « collectifs » (E. Fischer, Pfaundler, Just) contrôlant une foule d'autres gènes. A cette dernière catégorie appartiennent les gènes de la détermination sexuelle, ceux qui déterminent les variations héréditaires de la colonne vertébrale et provoquent

non seulement des changements du système osseux, mais aussi les déplacements correspondants de la musculature, des connexions nerveuses, etc. (Kühne) — et peut-être aussi les gènes qui gouvernent les types de constitution humaine.

Les problèmes de l'individualité biologique découlent du principe de la centralisation.

V. QU'EST-CE QU'UN INDIVIDU?

Lorsqu'on observe au microscope les animalcules peuplant une goutte d'eau de mare, une question peut légitimement nous venir aux lèvres : qu'est-ce qu'un « individu »?

Quelque peu superflue au premier abord, elle est à la vérité profonde et il est malaisé d'y répondre. Cette goutte offre à nos regards un grouillement confus de minuscules créatures transparentes. Les unes, vertes et fusiformes, fendent l'eau en se propulsant à l'aide d'un long flagelle; d'autres, en forme de sabot, se meuvent plus majestueusement en battant l'eau de leurs prolongements ciliés tandis que, gouttelettes de protoplasme informes, les amibes rampent dans la boue.

Un poisson, un chien, un être humain sont indiscutablement des individus, c'est-à-dire des êtres vivants qui se différencient les uns des autres dans l'espace, dans le temps, dans leur activité et qui, en tant qu'individus, parcourent un cycle vital défini. Par contre, au plan unicellulaire, la notion d'individu devient nébuleuse. Durant de nombreuses générations, les organismes se multiplient par simple division. Individu voulant dire : qui est « indivisible », peut-on donner ce nom à des êtres qui sont en fait des *dividua?* des êtres dont la multiplication résulte précisément d'une division? L'objection demeure tout aussi valable en ce qui concerne les modes de reproduction asexuée, fission ou bourgeonnement, courant chez nombre de métazoaires inférieurs. Face à l'évidence expérimentale, le terme d'« individu » se

révèle totalement inadéquat. Pouvons-nous persister à désigner de ce vocable l'hydre ou la planaire alors que si l'on dissèque ces animaux, chaque fragment régénère un organisme complet? Ces expériences, celles aussi effectuées sur les polypes d'eau douce démontrent que la notion d' « individu » est extrêmement floue. Les deux têtes d'un polype rendu bicéphale par une simple incision de l'extrémité antérieure entrent en compétition et si une daphnie se laisse capturer, chacune se dispute la proie; pourtant il importe peu que ce soit l'une ou l'autre de ces têtes qui la confisque à son profit : en tout état de cause, le butin est destiné au ventre unique et, une fois digéré, profitera à toutes les parties de l'être. La question de savoir si nous avons en l'occurrence affaire à « un » individu ou à « deux » perd toute signification. Pourtant, la nature y répond, soit que l'animal géminé se scinde en deux, soit qu'il se fonde en un seul.

Mais la notion d'individualité n'est pas moins problématique chez les animaux supérieurs eux-mêmes, lors des étapes initiales du développement en tout cas. L'œuf d'oursin de Driesch n'est pas le seul à produire après sectionnement deux êtres complets : l'œuf de triton possède la même faculté. Par ailleurs, il peut y avoir des « individus » formés par la réunion d'éléments prélevés sur des espèces différentes : c'est ainsi qu'en accolant deux demi-gastrula, Spemann a obtenu un triton qui appartenait pour une moitié à l'espèce striée et dont l'autre moitié était un croisement entre le triton strié et le triton crêté.

D'un point de vue physique, l'individualité même de l'homme peut être mise en question. Les jumeaux vrais sont issus d'un ovule unique qui s'est développé en deux « individus ». Nul n'ignore l'étonnante similitude, non seulement physique, mais encore psychique, qui existe entre les jumeaux vrais. On a constaté que le genre de méfaits commis par des jumeaux criminels et la période où ils étaient perpétrés présentaient une surprenante concordance.

Ainsi, d'un point de vue naturaliste, nous ne pouvons

parler d'individualité que dans le sens où, phylogénétiquement et ontogénétiquement, une intégration progressive a lieu, les parties de l'organisme subissant une différenciation croissante et perdant leur autonomie. A strictement parler, il n'existe pas d'individualité biologique mais seulement une individualisation graduelle, à la fois phylogénétique et ontogénétique, qui a pour base une centralisation progressive, certaines parties acquérant un rôle directeur et déterminant en conséquence le comportement du tout. L'individualité est une limite jamais entièrement atteinte, ni dans le développement, ni dans l'évolution.

Avec l'individualisation, la mort s'introduit dans le monde du vivant. L'expérience nous enseigne que les systèmes intégrés et complexes à la mesure des animaux supérieurs, qui ont perdu la faculté possédée par les « dividua » primitifs de se reproduire par scissiparité, sont également incapables de vie illimitée; l'usure et la dégradation naturelle aboutissent alors à la déchéance de la vieillesse et, au bout du compte, à la mort. Définir l'individualité en fonction de la mort ne serait pas abusif. Il y a antagonisme entre la tendance centralisatrice des systèmes d'intégration, du système nerveux en particulier, et celle, désintégratrice, des organes reproducteurs (A. Müller). L'individualité (c'est-à-dire la centralisation) totale interdirait la reproduction, laquelle présuppose l'édification d'un organisme nouveau à partir de l'ancien. D'autre part, ce sont précisément les grands systèmes centraux — le cerveau et le cœur — qui, se délabrant les premiers dans le cours naturel de la sénescence, sont, par voie de conséquence, les organes de la mort.

Biologiquement, l'individualité ne peut être qu'un concept limite. En réalité, cette notion a sa source dans un domaine étranger aux sciences de la nature et échappant à l'observation objective. Ce n'est que lorsque nous nous appréhendons comme différents des autres que nous prenons directement conscience de l'individualité, notion que nous ne pouvons définir avec rigueur dans les organismes vivants qui nous entourent.

VI. LE MONDE DES ORGANISATIONS SUPRA-INDIVIDUELLES

Les organismes se manifestent à nous comme des entités séparées dans l'espace : ils sont pourtant les parties composantes d'unités supérieures de vie. Par rapport au temps, il y a l'unité que constitue l'espèce. Un organisme provient d'organismes semblables à lui et peut lui-même procréer à son tour des organismes identiques : chacun est donc membre d'une unité supra-individuelle. Dans l'espace, l'organisme individuel n'est pas non plus le terme ultime de la hiérarchie de la vie : il existe, là encore, des unités qui le transcendent.

Parmi celles-ci, nous trouvons tout d'abord des associations d'organismes de même espèce : c'est le cas des colonies animales dont les siphonores, hydrozoaires de la faune pélagique formant de vastes groupes de polypes différenciés en unités nourricières, tentaculaires, de flottaison et de reproduction, sont un exemple classique. C'est là un cas à peu près unique dans le règne animal mais des organismes séparés dans l'espace sont susceptibles de constituer des organisations supra-individuelles, des sociétés d'insectes, par exemple, telles que les fourmilières, les ruches ou les termitières : les membres des différentes castes (ouvrières, formes sexuées, soldats) apparaissent comme les « organes » subordonnés de la société d'insectes, tout à fait comme les diverses catégories de polypes dans une colonie de siphonores cohérente.

Les fonctions tenues par les animaux spécialisés sont coordonnées en vue du maintien du tout à l'égal des fonctions imparties aux cellules ou aux organes dans l'organisme. C'est le tout qui détermine l'action des abeilles individuelles, qu'il s'agisse du vol nuptial, de l'essaimage, de l'élevage des jeunes reines; il y a apparemment là une admirable « intentionnalité » dépassant

de loin les capacités de prévision des insectes qui y participent. Le tout est sauvegardé et restauré : ainsi, lorsque la reine meurt, sa continuité est assurée par les jeunes reines qui ont été élevées dans la ruche.

Tous les critères de la totalité s'appliquent donc aux sociétés d'insectes. Le procès phylogénétique aboutissant aux sociétés animales les plus hautement organisées est comparable à celui qui aboutit aux organismes supérieurs : dans l'un et l'autre cas, des assemblages dont la cohésion est originellement faible évoluent vers des états d'organisation toujours plus élevée et plus différenciée.

Des systèmes d'ordre supérieur peuvent naître de l'association, non seulement d'organismes de même espèce, mais aussi d'organismes d'espèces différentes. On parle alors de symbiose. Là aussi, on trouve toute une gradation, allant de la simple co-existence (cas du bernard-l'ermite ou de l'anémone de mer) jusqu'à ces relations d'une extraordinaire intimité où des organismes inférieurs font souvent office d'organes spéciaux d'un organisme supérieur. La biologie a révélé l'extension et l'importance des diverses formes de symbioses intra-cellulaires : symbioses alimentaires et respiratoires avec des algues, associations symbiotiques de bactéries lumineuses, etc. Il arrive parfois que la symbiose de deux organismes différents engendre un organisme nouveau : ainsi les lichens résultent de l'union symbiotique d'une algue et d'un champignon.

Des unités vivantes nées de l'association d'organismes de même espèce ou de la symbiose d'espèces différentes, on passe à des systèmes de degré encore plus élevé. Dans certaines aires, lacs ou forêts, les communautés entre animaux et végétaux (biocénoses) ne sont pas de simples agrégats d'organismes divers mais des unités gouvernées par des lois précises. Une biocénose se définit comme « un système de population se maintenant en état d'équilibre dynamique » (Reswoy).

L'ensemble de la vie sur le globe est l'unité de vie d'ordre le plus haut que nous connaissons. A supposer

qu'un groupe d'organismes disparaisse, la vie devrait trouver un nouvel état d'équilibre sous peine d'être éliminée de la surface de la terre. Seules les plantes vertes peuvent synthétiser la matière organique à partir de composés non-organiques grâce à l'énergie solaire; seule la coopération des divers groupes de micro-organismes maintient le cycle des bio-éléments. De même, certains composés hautement spécifiques, comme les vitamines, indispensables à la marche normale des fonctions animales, sont produits exclusivement par les plantes. Le flot de la vie se maintient par l'intermédiaire du courant incessant de la matière qui circule de groupes d'organismes en groupes d'organismes.

La théorie de la biocénose relève de ces champs d'investigation où la notion de la totalité a été utilisée en son temps comme en font foi les travaux des Friedrichs, Woltereck, Thienemann et autres. Nous n'en évoquerons ici que certains aspects généraux.

Systèmes de composants en interaction, les communautés biologiques déploient de ce fait les propriétés caractéristiques des systèmes, telles que l'interdépendance mutuelle des parties, l'auto-régulation, l'adaptation face aux perturbations, la tendance à approcher l'état d'équilibre, etc. Cependant, leur degré d'intégration est faible si on les compare aux organismes; ce sont des unités lâches, non centralisées, dont le développement est déterminé par les conditions externes, alors que ce sont les conditions internes qui déterminent celui des organismes. Il s'ensuit que si l'on est en droit de qualifier ces communautés de « systèmes », nous ne saurions pourtant voir en elles des « super-organismes » ainsi qu'on les a souvent appelées.

En tant que systèmes biologiques, les biocénoses sont gouvernées par des lois exactes. En fait, la théorie mathématique des systèmes de population, de la concurrence vitale et des équilibres biologiques (Lotka, Volterra, d'Ancona et autres) se rangent parmi les secteurs les plus avancés de la biologie mathématique bien que, dans ce domaine, l'expérimentation soit encore en retard sur la

théorie. On peut énoncer les lois qui régissent la croissance des populations formées d'une espèce aussi bien que celles groupant plusieurs espèces en concurrence alimentaire dans le cadre de la lutte pour la vie et entretenant entre elles des relations prédateurs-proies.

Le concept de la totalité appliqué aux communautés biologiques n'est pas d'un intérêt simplement théorique : il revêt une haute signification pratique. La nature vierge est en état d'équilibre biocénétique. Bien que la lutte pour l'existence se poursuive dans chaque boqueteau apparemment paisible, dans chaque mare, il y a équilibre entre les plantes et les animaux, entre les proies et les rapaces. Aucune espèce ne peut connaître une extension illimitée car chacune a ses ennemis naturels; mais aucune ne s'éteint tant que n'interviennent ni variations génétiques, ni modifications du milieu. L'homme, en troublant avec insouciance l'équilibre biologique, altère cette situation. Par la culture, il crée des associations végétales monospécifiques, de monotones forêts de pins, par exemple; il introduit involontairement des espèces nuisibles originaires de régions éloignées qui, n'ayant pas d'ennemis naturels sous les cieux nouveaux où elles sont importées, risquent de profondément bouleverser le bio-équilibre existant. Ces parasites dont rien ne vient alors endiguer le développement peuvent se multiplier sans entraves et leur expansion atteignant des proportions catastrophiques risque d'anéantir les plantations sur de vastes périmètres. Les résultats surprenants obtenus par la lutte préventive contre les espèces nuisibles, visant à restaurer l'équilibre biologique en acclimatant leurs ennemis naturels, ont montré les conséquences pratiques de la théorie de l'équilibre biologique.

Il n'est pas sans intérêt de noter à ce propos que l'organicisme fut appliqué à un objet fort inattendu, à savoir la sylviculture. En 1939, Lemmel, s'inspirant des thèses de von Bertalanffy, élabora la notion du *dauerweld* (forêt permanente), principe consistant à éviter le déboisement

et à préserver la biocénose naturelle dans toute la mesure du possible [1].

Les lois quantitatives de l'accroissement des populations ont, elles aussi, un haut intérêt pratique. L'accroissement d'une population monospécifique : tel est le problème socio-politique fondamental qui se pose pour l'homme. A la vérité, la doctrine de Malthus concernant l'accroissement des populations humaines fut à l'origine de la biocénologie mathématique. Les lois auxquelles obéissent les cycles épidémiques que nous pouvons considérer comme des fluctuations des équilibres biologiques entre l'homme, les organismes pathogènes et leurs vecteurs ont une incidence considérable sur l'hygiène. La question des agents provoquant les fluctuations de la faune, qu'il s'agisse de variations du milieu ou de facteurs immanents à la dynamique des systèmes de population eux-mêmes, a des répercussions économiques profondes en ce qui touche la chasse, la pêche et la sylviculture.

Un grave problème, bien propre à éveiller la réflexion philosophique, surgit cependant : est-il légitime de considérer une biocénose comme un système unitaire? Les membres d'une association biocénétique ne sont-ils pas engagés dans une lutte permanente dont l'alternative est : détruire ou être détruit? Cela nous conduit aux ultimes questions de la philosophie. Une lutte incessante entre les parties, pour reprendre l'expression de Roux, se manifeste au sein de tous les systèmes biologiques, qu'il s'agisse des organismes ou des systèmes biocénétiques. La compétition des parties en vue de s'attribuer les matériaux d'édification dont chacune tente de s'emparer aux dépens des autres n'est pas exclusivement le propre d'un *dividuum* comme le polype bourgeonnant : c'est un phénomène commun à tous les systèmes vivants. Ainsi, chez l'animal en état d'inanition, les tis-

1. Plus récemment, des principes identiques ont été encouragés aux U.S.A. afin de remédier aux conséquences catastrophiques d'un déboisement inconsidéré. (N. D. A. à l'édition anglaise.)

sus de nécessité moindre pour l'économie vitale sont sacrifiés à la survie des plus importants; dans la régénération ou la métamorphose, ils sont impitoyablement détruits dans l'intérêt du tout; et même dans le développement normal, la croissance différentielle des parties, mécanisme fondamental de la morphogénèse, découle de la concurrence que se livrent ces parties pour s'assurer les matériaux dont elles ont besoin.

Qu'il s'agisse d'organismes ou d'unités supra-individuelles de vie, l'unité résulte de la compétition des parties. Nous voyons ici le reflet d'un concept profondément métaphysique qui remonte à Héraclite et Nicolas de Cusa : l'univers tout entier, aussi bien que les entités distinctes qui le composent, est une unité des contraires, *coïncidentia oppositorum*, qui, pourtant, à travers leur antagonisme, à travers leur lutte, constituent et maintiennent un tout qui les dépasse. Ces données biologiques débouchent sur l'antique problème de la théodicée et du mal dans le monde qui naît de l'individualisation en parties compétitrices, combat qui implique l'annihilation de l'individu et la réalisation progressive du tout.

CHAPITRE TROISIÈME

LA CONCEPTION UNITAIRE DES PROCESSUS VITAUX

Un temps viendra pour les esprits éclairés où la conception mécanique et atomistique sera entièrement abandonnée, où tous les phénomènes révéleront leur nature dynamique et chimique, témoignant ainsi toujours davantage de la vie divine de la nature.

GŒTHE. *Journal*, 1812.

I. LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE : APPROCHE DE LA CONCEPTION ORGANISMIQUE

D'une infime parcelle de protoplasme presque homogène éclôt cette merveille d'architecture qu'est un animal avec ses milliards de cellules, ses organes et ses fonctions innombrables. Le mystérieux processus du développement de l'embryon nous confronte à l'un des problèmes majeurs qui, dès l'Antiquité, a été au cœur même de la théorie et de la philosophie de la vie organique.

On peut dire que l'attitude qui prévaut aujourd'hui en ce domaine ressortit à la conception organismique. Mais puisque l'embryologie a été le principal champ de bataille où se sont heurtées les doctrines classiques du mécanisme et du vitalisme, puisque l'écho des dernières escarmouches ne semble pas être encore arrivé aux oreilles des philosophes, peut-être conviendrait-il de retracer sommairement ici les phases majeures du conflit.

C'est en corrélation avec les problèmes du développement embryonnaire, la question alors la plus controversée de la biologie théorique, que l'auteur de ces lignes a pour la première fois exposé la conception organismique qui est sienne. Dans son ouvrage *Kritische Theorie der Formbildung* (1928, 1934) il a, pour tenter de déterminer l'orientation qui s'impose à la biologie théorique, examiné les différentes thèses en les présentant sous forme disjonctive et en épuisant leurs possibilités logiques.

Dès l'aurore de la science moderne, deux conceptions

fondamentales sont en présence pour expliquer ce prodigieux accomplissement qu'est le développement de l'embryon. Respectivement intitulées doctrine de la « préformation » et doctrine de l' « épigénèse », elles remontent à ce début du XVII[e] siècle qui vit naître la biologie. Les premiers préformationnistes soutenaient que l'organisme, qu'il soit humain ou animal, préexiste en miniature dans l'ovule ou le spermatozoïde. A l'instar de la fleur qui s'épanouit à partir du bourgeon, du papillon qui sort de la chrysalide, il a seulement à se déployer et à croître pour donner un organisme pleinement développé. De remarquables dessins, contemporains de l'invention du microscope, montrent à l'intérieur du spermatozoïde un minuscule homoncule replié sur lui-même dont le chef s'orne même d'un bonnet de nuit! Les progrès de la technique micro-optique ont vite révélé ce qu'une telle notion avait d'erroné. Si l'ovule et le spermatozoïde possèdent certaines structures, ce ne sont sûrement pas celles de l'organisme mature. C'est pourquoi l'école épigéniste fit appel à un agent formateur, *nisus formativus*, qui édifierait l'organisme à partir de la masse amorphe de l'œuf fertilisé. Certes, les théories préformationniste et épigénétique sont, sous cette forme classique, entachées de quelque naïveté. Néanmoins, même de cette façon, elles préfigurent les deux systèmes explicatifs de base qui, aujourd'hui encore, ont conservé leur importance. Pour le préformationnisme, si l'ovule ne recèle pas l'organisme en tant que tel, du moins les ébauches, les *anlagen* des éléments de celui-ci y sont pré-établies. Pour l'épigénèse, par contre, l'œuf est originellement indifférencié.

Nous voici donc en face de la *première disjonction logique :* ou la complexité visible de l'organisme est déjà invisiblement inscrite dans l'ovule, et l'édification de cet organisme résulte alors de l'action d'*anlagen* distincts et préexistants — c'est la thèse de la préformation; ou cette complexité se fait progressivement jour au cours du développement qui est alors le fruit du travail de l'embryon tout entier — et c'est la thèse de l'épigénèse.

La théorie préformationniste moderne de Weismann (1892) repose sur le premier terme de l'alternative. Selon cet auteur, le noyau de l'œuf fertilisé contient les ébauches ou les « déterminants » des différents tissus et des différents organes. Les divisions génétiquement inégales du noyau ont pour effet de répartir peu à peu ces déterminants entre les cellules de segmentation. Finalement, chaque catégorie de cellules ne possède qu'une seule espèce de déterminant conférant au tissu, à l'organe intéressé, son caractère spécifique.

Les premiers résultats de l'embryologie expérimentale, dite mécanique du développement, réfutèrent bientôt la théorie de Weismann : c'est ainsi qu'une moitié d'embryon devrait logiquement ne recéler que la moitié du matériel déterminateur et ne produire par conséquent qu'une moitié d'organisme; or, dans de nombreux cas (celui de l'oursin ou du triton pour ne citer que ceux-là), chaque demi-embryon développe un organisme complet. D'une façon générale, l'activité des cellules est de beaucoup plus intense dans les phénomènes de régulation, de transplantation, de régénération, etc., que dans le développement normal. Il s'ensuit que, contrairement à l'hypothèse de Weismann, les cellules et les parties embryonnaires ne sont ni fixées, ni préformées en vue d'une évolution définie. L'activité effective qu'elles déploient dans des conditions de développement normal est, en principe, inférieure, et de loin, à leurs potentialités évolutives. Initialement, l'embryon se présente, à quelques réserves près, comme un « système équipotentiel », c'est-à-dire comme un système dont toutes les parties sont aptes à produire un seul et même résultat, un organisme complet.

Ceci nous mène à nous poser une seconde question : comment, parmi toutes celles qui s'offrent, se déterminent les potentialités que les cellules actualisent dans chaque cas particulier? La réponse est contenue dans un principe énoncé par Driesch : l'action évolutive d'une cellule dépend de la position qu'elle occupe par rapport à l'ensemble du système embryonnaire. Cette formule

résume une quantité de données expérimentales. Qu'il nous suffise pour le moment d'évoquer les phénomènes de régulation qui ont lieu aux premières étapes du développement : normalement, les deux blastomères engendrés lors de la division de l'œuf d'oursin donnent respectivement les moitiés gauche et droite de la larve. Cependant, si on les isole, chacun d'eux évoluera en une larve complète. Et si l'on fait fusionner deux germes bicellulaires, chacune des quatre cellules résultantes contribuera pour un quart à la formation de la future larve.

Comment s'établit une ligne d'évolution définie, ce qu'on appelle la détermination? Un deuxième principe essentiel de la physiologie du développement, le principe de Spemann, répond à cette autre question : les parties embryonnaires sont déterminées progressivement en fonction d'une certaine destinée. Ce principe est, lui aussi, susceptible d'être illustré par de nombreux exemples. Nous n'en citerons qu'un seul. Si, à un stade précoce du développement, on transplante du matériel de l'épiderme présomptif d'un embryon de triton (c'est-à-dire le matériel devant normalement former l'épiderme ventral) dans la région de la plaque médullaire d'un autre embryon, il deviendra partie intégrante du cerveau du second sujet, et vice versa. Mais, plus tard, la détermination est déjà intervenue et un fragment de la plaque médullaire présomptive greffé dans la région ventrale donnera un élément de système nerveux ou un dérivé de celui-ci, un œil atypique par exemple.

Le développement n'a donc pas pour base une distribution d'*anlagen* préformés; au contraire, la détermination des parties embryonnaires en vue d'une destinée évolutive précise a lieu graduellement et elle est sous la dépendance du tout. Le développement est donc en principe épigénétique bien qu'il manifeste certains aspects préformationnistes. Aucun système de développement n'est totalement homogène; tous, même à leurs stades les plus jeunes, présentent des disparités, ne serait-ce que selon un axe polaire : le caractère irremplaçable de

l'organisateur chez l'embryon de triton, par exemple, nous le montre bien (v. p. 92).

Ces remarques nous éclairent sur une différence caractéristique que l'on constate dans le développement des embryons animaux. Chez ceux qui appartiennent à la catégorie des œufs dits à régulation (les embryons de l'oursin, du triton, des mammifères, par exemple), l'organisme typique est capable de se développer à partir d'un œuf ou d'un germe sectionné ou ayant été désorganisé. Chez les embryons entrant dans la catégorie des œufs en mosaïque (ascidie, mollusques) des fragments, une moitié d'œuf, par exemple, ne produisent jamais que des organismes défectueux. L'opposition entre œuf à régulation et œuf en mosaïque n'est pas nettement tranchée : toutes les transitions existent entre ces deux types. La différence de comportement entre les uns et les autres vient de ce que la vitesse de détermination est faible par rapport à la vitesse de segmentation chez les œufs à régulation, alors qu'elle est grande chez les œufs en mosaïque. Les cellules et les territoires n'étant pas déterminés aux stades initiaux chez les premiers, ceux-ci peuvent produire des organismes normaux, même si des traumatismes les ont affectés alors que, chez les seconds, il n'y a pas régulation lorsque l'embryon a été endommagé parce que les territoires organo-génétiques sont établis au commencement de la segmentation.

Ainsi se trouve résolu le premier dilemme : le développement ne résulte ni de l'activité, ni de l'existence d'ébauches ou de machineries indépendantes : il est gouverné par le tout.

Mais une *seconde disjonction* apparaît : ou le « tout » est un facteur distinct et supplétif du système matériel de l'embryon — ou il est immanent à l'organisation des matériels composant ce système. La première hypothèse est le vitalisme, la seconde est une théorie scientifique de la totalité organique.

Nous avons déjà vu (v. p. 22) comment ses expériences ont conduit Driesch au vitalisme. Dans le cadre de cette étude, c'est la réfutation empirique du vitalisme, et non

les objections d'ordre épistémologique et méthodologique qu'on peut élever à son encontre qui nous intéresse.

L'expérience montre que le « tout », facteur de la détermination, n'est pas le résultat typique à atteindre dans l'avenir mais l'état actuel dans lequel se trouve le système de développement à un moment donné, état qui peut être défini dans chaque cas particulier. Certes, tant que la détermination n'a pas lieu, il y a équifinalité (v. p. 189 et sq.), c'est-à-dire que le même résultat final peut être obtenu à partir de conditions initiales différentes. Le développement n'est cependant pas un procès dirigé si l'on entend par là que l'aboutissement doit être optimum et le plus typique possible comme il en irait si une entéléchie orientait le cours des événements en prévision d'un but. Ce qui se passe réellement, si, quand, et comment se produit la régulation — ce sont sans équivoque possible les conditions actuelles du système qui le déterminent. Par exemple, 1/2 blastomère d'oursin engendre une larve complète; 1/4 de blastomère également; mais à partir du stade octo-cellulaire — et audelà —, l'organisme qui se forme peut être normal ou défectueux; son sort dépend des matériaux cellulaires présents ou expérimentalement combinés, et l'on peut prévoir ce que donnera chacune de ces combinaisons.

On a dit que le développement se déroule avec l' « aveugle industrie de la nécessité », sans tenir compte du résultat, bon ou mauvais, téléologique, dystéléologique ou atéléologique. On ne saurait non plus soutenir que l'entéléchie vise à obtenir le résultat le plus typique possible mais qu'elle est empêchée d'atteindre cet objectif en raison de l'insuffisance du matériel dont elle dispose. Dans le cas de la super-régénération, par exemple, à la seule condition que soient pratiquées les incisions convenables, des crapauds peuvent développer jusqu'à six pattes. Ce n'est évidemment pas ici le manque de matériaux qui entrave l'œuvre de l'entéléchie; il conviendrait plutôt de dire que les processus du développement sont nécessairement déterminés par les conditions matérielles présentes. L'argument est d'autant plus frappant

si l'on se rappelle que l'une des manifestations essentielles de l'entéléchie, selon Driesch, est l'inhibition des processus potentiels : elle a pour effet de bloquer certains mécanismes, que le développement suive un cours normal ou qu'il y ait régulation, de telle sorte que le résultat est aussi voisin que possible du tout typique. Les superrégénérés et d'autres formes monstrueuses démontrent clairement par leur existence l'impuissance de l'entéléchie.

En ce qui concerne la seconde disjonction, nous pouvons exclure l'hypothèse d'un principe qui assurerait l'intégration du système matériel de l'embryon et en dirigerait l'activité en fonction d'un résultat typique à atteindre dans l'avenir. La « totalité », dont l'influence est manifeste dans les processus de développement, est immanente, et non transcendante, à l'évolution de l'embryon. Le germe constitue originellement un système unitaire et non une somme d'appareils évolutifs, d'*anlagen*, comme le soutiennent également le weismannisme et le vitalisme, le dernier postulant seulement une entéléchie non-spatiale pour diriger ces mécanismes.

Nous en arrivons à la *troisième disjonction :* ou l'activité unitaire de l'embryon peut s'expliquer à partir des principes et des lois qui régissent la matière inanimée; ou elle est de nature spécifiquement organique.

Goldschmidt (1927, 1938) a, le premier, élaboré une théorie exhaustive fondée sur l'application des lois physico-chimiques. Le développement dépend essentiellement, selon lui, des réactions catalytiques déterminées par les gènes et qui amènent une différenciation, d'abord du cytoplasme de l'œuf, ensuite des territoires cellulaires de l'embryon. Les diverses catégories de cytoplasme différencié sont, à leur tour, localisées de façon topographiquement définie par le jeu des équilibres physico-chimiques qui s'instaurent : les territoires organo-génétiques s'établissent ainsi par voie de « chimio-différenciation ». Tant que la chimio-différenciation primaire n'est pas intervenue, l'embryon représente un système physico-chimique unitaire. C'est la raison pour laquelle

l'équilibre des œufs à régulation est restauré après qu'ils ont été bouleversés et c'est pourquoi, dans ce cas, la régulation peut s'accomplir sans qu'il soit nécessaire d'en appeler à une entéléchie pour l'expliquer. La chimio-différenciation ayant par contre lieu très tôt chez les œufs en mosaïque, la régulation post-traumatique est alors impossible.

A mesure que progresse le développement, des gènes entrent successivement en action à chaque nouvel état de différenciation chimique, de sorte qu'un grand nombre de réactions et de processus morphogénétiques sont dirigés par relativement peu de gènes-catalyseurs et d'éléments organo-génétiques. C'est le principe de l'harmonie des vitesses de réaction qui gouverne ces processus : au niveau de chaque cellule, de chaque territoire embryonnaire des réactions nombreuses et variées se poursuivent simultanément; mais l'action des gènes et leur équilibre quantitatif déterminent quels seront les processus qui se déclencheront les premiers et fixent par conséquent la destinée de chaque partie embryonnaire.

Les travaux modernes ont confirmé pour l'essentiel le bien-fondé de ce schéma, bien que nous soyons encore loin de pouvoir définir les facteurs chimiques du développement et les équilibres qu'il nous faut postuler. L'existence des hormones-gènes montre que les gènes exercent une action d'ordre chimique. Que les processus fondamentaux du développement soient contrôlés par des substances chimiques hormonoïdes, l'existence des organisateurs étudiés par Spemann et son école nous en fournit la preuve. La formation du système nerveux, un des mécanismes évolutifs majeurs chez les vertébrés, est induite par une région précise du blastopore, la lèvre dorsale, représentant le matériel de la notocorde et du mésoderme futurs. Si, opérant sur un embryon de triton, on transplante un fragment de cet organisateur (ou des régions homologues des autres vertébrés) en une région atypique, le futur épiderme ventral par exemple, le greffon induira un système nerveux atypique parasitaire avec ses organes associés. Il s'agit là

d'une action de nature chimique. Des organisateurs tués, des extraits provenant d'une grande variété de tissus animaux et, en définitive, nombre de produits chimiques peuvent également induire un tube nerveux, quoique la nature chimique des substances organisatrices ne soit pas encore établie.

Le principe de l'harmonie des vitesses de réaction a une grande portée dans d'autres domaines. Goldschmidt fut amené à le formuler pour la première fois au cours des recherches qu'il poursuivait dans un secteur particulier, celui de la détermination du sexe, mais il s'applique d'une façon générale à la réalisation du type génétique (v. p. 111) et nous éclaire sur bien des processus embryologiques : la détermination progressive, l'action de l'organisateur, l'auto-différenciation qui contrarie la signification présomptive (*bedeutungsfremde Selbstdifferenzierung*), la polarité, le développement de l'assymétrie bilatérale, la croissance compensatrice, l'hétéromorphose, etc., et, finalement, sur les deux aspects, ontogénétique et phylogénétique, de l'harmonie des vitesses de croissance dans la croissance allométrique des organes (v. pp. 182, 184).

Tout ceci ne doit pourtant pas nous inciter à penser que l'on peut entièrement réduire le développement à un jeu de facteurs physico-chimiques. Ce serait plutôt l'inverse qui serait vrai. A mesure qu'augmente le nombre des agents chimiques que l'on met en évidence, le problème se circonscrit à la question de l'organisation vitale du système de développement. Etablir la nature chimique de l'action de l'organisateur, par exemple, a pour effet de déplacer le problème qui devient celui du substrat même de ces réactions; l'organisateur joue dans une large mesure le rôle d'agent déclencheur : c'est au tissu qu'il affecte qu'incombe la responsabilité des processus morphogénétiques qui relèvent de sa « compétence ». Appeler l'œuf un « système colloïdal polyphasique » ne nous avance guère; une réaction entre des « hormones-gènes » et des « substances organo-formatrices » chimiquement définies donnera seulement des

composés chimiquement définis, jamais de formations organisées semblables à celles qui sont produites au cours du développement.

On constate, de plus, dans le développement, un processus profondément énigmatique, apparemment indépendant des différenciations physico-chimiques : la production de formes extrêmement compliquées à partir de matériaux chimiquement indifférenciés. C'est là un phénomène qu'on rencontre dans le développement des myxomycètes en culture pure : les cellules amiboïdiennes uniformes, antérieurement indépendantes les unes des autres, obéissent pour ainsi dire à un ordre venu de l'inconnu : elles s'amalgament en ruisselets protoplasmiques polynucléés et leur migration organisée aboutit à l'édification de sporanges compliqués et souvent d'une grande beauté. Chez les champignons, tout se passe comme si les hyphes croissaient irrégulièrement pour emplir un moule invisible, prédéterminé et caractéristique de l'espèce, ceci afin d'édifier le *pileus*. Nous constatons chez les spongiaires et les hydraires de singuliers phénomènes de réintégration : des fragments d'hydroïdes dilacérés et, chez les éponges, des cellules dissociées après que l'organisme a été filtré au travers d'une soie aux mailles fines, se réunifient pour reconstituer un animal de forme et d'organisation normales. Il ne s'agit ici ni de chimio-différenciation, ni d'une course entre chaînes de réactions chimiques simultanées à l'issue de laquelle certaines prennent l'avantage et remportent la victoire en vertu du principe de l'harmonie des vitesses de réaction. On peut s'expliquer que la différenciation conduise une forme géométriquement simple au départ — disons un agrégat de cellules sphérique — à assumer en se développant une forme plus compliquée, la présence de facteurs de croissance localisés en certains points provoquant une croissance accélérée des zones intéressées. Mais chez les champignons, c'est précisément l'inverse qui se produit : au lieu d'une forme se compliquant par le jeu d'une différenciation interne, nous voyons un matériel originellement indif-

férencié et dépourvu de structuration interne acquérir graduellement une forme simple. Si nous nous tournons vers le développement animal, nous constatons que des différenciations matérielles sont en général intimement liées aux mouvements morphogénétiques comme c'est le cas dans la gastrulation, la formation du tube nerveux, etc. Pourtant, là encore, le même principe est à l'œuvre : un matériel presque homogène (cellules nerveuses, musculaires, osseuses) édifie une formation typique dont l'aspect extérieur est caractéristique et spécifique, mais dont la configuration cellulaire interne est pour une large part accidentelle. Les mouvements morphogénétiques se présentent comme une action intégrée du tout; n'a-t-on pas parlé à propos de la gastrulation de « mouvements amiboïdiens », non pas des cellules individuelles, mais de l'embryon tout entier?

Donc, comme il en va du problème de l'isolement des processus physico-chimiques, celui de l'organisation et de la morphogénèse demeure non résolu.

Le postulat sur lequel s'appuie l'explication physico-chimique du développement peut encore être formulé d'une manière plus générale. Au lieu d'exiger une explication particulière dans chaque cas d'espèce, on peut se demander si les phénomènes du développement ne sont pas réductibles à des lois physiques « gestaltisées » — nous entendons par système *gestalten* un système qui atteint un état d'équilibre et représente un tout physique (v. p. 249 et sq.). Mais, là encore, nous nous heurtons à des difficultés d'ordre principiel.

L'évolution de l'embryon vers une structure pluricellulaire hautement différenciée à partir d'un ovule qui l'est à peine implique un accroissement d'ordre, accroissement dont les agents actifs sont inhérents au système même, ce qui, d'un point de vue physique, semble à première vue paradoxal. Un système physique ne peut en effet tendre spontanément vers un plus grand ordre; au contraire, la seconde loi de la thermodynamique stipule que, dans tout système clos, le cours naturel des événements s'oriente vers une dégradation progressive

de l'ordre existant. C'est précisément ce qui se passe dans un cadavre en voie de décomposition; mais le processus du développement de l'embryon se présente de façon diamétralement opposée. Son comportement présuppose :

1° que des forces organisatrices spécifiques opèrent pour porter l'organisme vers des états d'ordre supérieur;

2° que l'embryon n'est pas un système clos.

Pour qu'un accroissement d'ordre soit possible, un apport continuel d'énergie est nécessaire, dont une partie est utilisée pour produire cet ordre mais dont le reste se dissipe conformément au principe de l'entropie. Il découle de ce qui précède qu'on ne saurait interpréter l'organisation de l'embryon en termes préformationnistes et structuraux, mais en termes d'ordre dynamique. Du point de vue de l'énergétique, le développement implique l'accomplissement d'un travail auquel l'oxydation des réserves (le vitellus de l'œuf, par exemple) permet de faire face.

Les systèmes organiques offrent une autre caractéristique fondamentale que nous étudierons plus loin (v. p. 148) : ce sont des systèmes historiques. L'ontogénèse est le déploiement progressif d'un capital d'états phylogénétiques antérieurs. Cette historicité est, elle aussi, étrangère aux systèmes inorganiques.

Ainsi donc, la troisième alternative nous amène à cette conclusion que le développement embryonnaire soulève des problèmes qu'on ne saurait résoudre en appliquant simplement les principes *gestalt* connus dans le domaine de la nature brute. Il faudrait plutôt émettre l'hypothèse d' « un principe *gestalt* spécifique immanent à l'organisme » pour reprendre une ancienne formule de l'auteur (1928). Ce n'est pas là une conception vitaliste puisqu'elle ne postule l'intervention dans la nature vivante d'aucun agent transcendant; elle exclut au contraire de tels facteurs. C'est une notion organismique puisque l'on considère comme spécifique l'organisation immanente aux systèmes vivants, ce qui est reconnaître l'autonomie des systèmes biologiques.

En dépit d'une énorme masse de données expérimentales, nous n'avons pas actuellement une théorie satisfaisante du développement. On peut pourtant affirmer que toutes les conceptions modernes, la théorie des gradients de Child, la théorie des champs biologiques telle que, sous des formes différentes, l'ont avancée Gurwitsch et P. Weiss, la théorie des gradients-champs de Dalcq, etc., sont organismiques dans le sens que nous venons de voir. Nous allons, sans toutefois entrer dans le détail des faits et des hypothèses, silhouetter à grands traits les vues modernes concernant le développement et que nous pouvons considérer comme solidement établies.

La notion de « potentialité » des territoires embryonnaires est utile à titre descriptif, c'est-à-dire pour recenser les destinées possibles que peut revêtir un territoire embryonnaire en fonction des conditions auxquelles il est soumis. L'ectoderme, par exemple, possède les « potentialités » requises pour édifier l'épiderme et le système nerveux, peut-être aussi des organes mésodermiques. Mais prenons garde à ne pas donner à la notion de potentialité un contenu réaliste : ce serait une idée inspirée de la métaphysique statique et dualiste d'Aristote. Dans un bloc de marbre sommeillent une multitude de statues en puissance et le sculpteur en actualise une. La matière organique paraît regorger de « potentialités » analogues dont les unes sont « déclenchées » et les autres « bloquées ». Si l'on prend cette image au pied de la lettre, il n'y a guère qu'une façon d'envisager les choses : c'est une entéléchie comparable au génie de l'artiste qui opère. Mais n'est-il pas paradoxal de croire qu'un tel accomplissement soit, si l'on pense à l'action de l'organisateur, le fait d'une substance chimique dépourvue de spiritualité? Qu'un simple écart d'intensité métabolique voue, selon la théorie du gradient de Child, un fragment de polype ou de ver plat à produire, soit les organes différenciés de la tête, soit ceux, beaucoup plus rudimentaires, de l'extrémité postérieure? Cette conception a, entre autres caractéristiques, celle de considérer implicitement le vivant comme essentiellement

inerte. Le substrat du développement fait figure de matériau mort attendant d'être façonné par une entéléchie.

Mais en réalité, l'embryon en développement est un flux dynamique de processus incessants. Les prétendues « potentialités » des divers territoires et cellules ne font sans doute rien de plus que traduire le fait que, en vertu du principe de l'harmonie des vitesses de réaction, différentes chaînes de réactions se poursuivent dans chacun de ces territoires, dans chacune de ces cellules. Aucune d'entre elles n'a au début d'avantage marqué sur les autres, exception faite en ce qui concerne un gradient localisé selon l'axe principal. Chez l'embryon de triton, par exemple, l'existence de ce gradient est attesté par la détermination précoce de l'organisateur qui est irrévocablement destiné à former la chorde et le mésoderme, alors que toutes les autres régions sont capables d'engendrer des organes de nature fort variée et même, comme l'ont montré certaines expériences, de transgresser les limites imposées aux feuillets germinatifs. A ce stade, et avec les réserves exigées par l'existence d'une hétérogénéité axiale, le système est « équipotentiel ». C'est là une condition particulière du pseudo-équilibre équifinal auquel le système retourne lorsqu'il a été perturbé. Aussi accède-t-il au même résultat typique, même après fragmentation, fusion ou translocation partielle. Pareillement, des parties transplantées subissent l'influence du voisinage géographique, c'est-à-dire que leur évolution dépend du territoire d'implantation.

Cependant, un groupe défini de réactions finit peu à peu par l'emporter dans chaque région. Cette avance est d'abord faible et demeure encore réversible : c'est l'état de « détermination labile ». Dans le site normal, le développement se poursuit alors dans la direction déterminée (par exemple, l'épiderme présomptif devient épiderme). Mais des facteurs accessoires peuvent altérer cette détermination instable; en ce cas, un autre train de processus acquiert la primauté et le même fragment transplanté peut produire une partie du cerveau. Ceci se vérifie également lorsque le fragment est cultivé en milieu non-

spécifique, en solution saline, par exemple. Le matériel se développera en fonction de son origine : l'ectoderme devient épiderme, le mésoderme notochorde, somites, pronévrose et fibres musculaires, l'endoderme épithélium intestinal. Mais des influences légères et apparemment non-spécifiques suffisent pour infléchir le développement. Ainsi, un fragment d'ectoderme greffé dans l'orbite d'une larve de triton déjà âgée peut donner du notochorde ou de la musculature par différenciation dans une direction contraire à la normale (*bedeutungsfremde Selbstdifferenzierung);* transplanté dans le cœlome ou dans les lacunes lymphatiques, ce même fragment est susceptible d'évoluer en épiderme ou en tissu nerveux. L'influence spécifique qu'exercent certaines régions imprègne les aires contiguës. C'est particulièrement vrai dans le voisinage de l'organisateur : pour que se constitue un système nerveux typique, il est indispensable qu'au stade de la gastrulation, la zone de la future chorde et du futur mésoderme soit sous-jacente à l'ectoderme dorsal.

Mais quand une chaîne de réactions a gagné définitivement la prépondérance, le transfert à un autre territoire ne peut pas annuler cette avance : la détermination est irréversible et la destinée des parties est dès lors irrévocablement fixée.

Ainsi, d'abord unitaire, le système évolutif se morcelle en systèmes ou « champs » subordonnés qui gagnent en autonomie. A mesure que le développement se poursuit, les frontières, tout d'abord floues, qui délimitent ces aires se précisent graduellement. C'est de cette façon que se forment les ébauches des organes. Au début, elles ne présentent pas de différences visibles et se révèlent seulement, en cas de transfert expérimental de ces parties à des territoires atypiques, par une différenciation conforme à leur destinée déterminée; plus tard, elles deviennent manifestement des zones organo-formatrices. Telles de ces régions semblent posséder tout ce qui sera nécessaire à un développement indépendant; telles autres, les centres organisateurs, exercent une influence

définie sur les aires voisines. Toutes font l'objet d'un processus identique. Ainsi, les ébauches d'organes comme le cœur, l'œil ou les extrémités sont primitivement équipotentielles, seul l'axe polaire étant fixé : des formations normales peuvent donc être engendrées à partir d'ébauches fragmentées, associées ou transplantées; cependant, différents territoires partiels se trouvent progressivement déterminés. Aux conditions qui s'établissent dans les diverses régions, les cellules répondent par une différenciation histologique qui les amène à se spécialiser conformément à un type défini; cette différenciation histologique passe elle aussi par les stades successifs de non-détermination, de détermination instable et de détermination définitive.

Des principes similaires s'appliquent à la régénération. Le jeune blastème est d'abord équipotentiel et non-déterminé : nous constatons qu'il se régularise après division, fusion et translocation expérimentales. A cette première phase succèdent les étapes de la détermination progressive, des actions organisatrices déclenchées par des stimuli plus ou moins spécifiques et, enfin, de la ségrégation en systèmes évolutifs autonomes. Certains phénomènes particuliers de régénération illustrent excellemment la « course » entre les différents trains de réactions au sein d'un même matériel. Par exemple, l'œil pédonculé de l'écrevisse régénère si le ganglion oculaire n'a pas été amputé, mais le moignon restitue une antenne (régénération « hétéromorphique ») si le ganglion est sectionné. Il est clair que, dans ce cas, les réactions « œil » et les réactions « antenne » sont parallèles : seule l'influence propre du ganglion permet aux premières de prendre le pas sur les secondes. Un fragment de polype abandonné dans l'eau reconstituera une tête et des tentacules, mais si on l'enterre, le régénérat sera un pédoncule : la réaction « tête » prend l'avantage dans le premier cas parce que les conditions sont telles qu'elles permettent au fragment d'avoir une activité respiratoire plus intense.

D'une façon générale, on peut donner à la détermina-

tion l'interprétation suivante : des différences originellement quantitatives dans la vitesse des chaînes de réactions qui se trouvent en compétition dans les différentes parties se convertissent en différences qualitatives lorsqu'une de ces chaînes a supplanté ses concurrentes, soit parce qu'un léger déphasage originel affectant la partie elle-même s'est progressivement amplifié, soit à la suite de l'action de facteurs extérieurs plus ou moins spécifiques.

Le développement ne nous apparaît donc ni comme l'éveil, ni comme l'inhibition de mystérieuses « potentialités », mais bien plutôt comme une interaction dynamique de processus.

Il est vrai que la mécanique du développement ne nous a proposé jusqu'ici que des notions qualitatives et non une « théorie » dans la stricte acception du terme, c'est-à-dire un ensemble de règles systématiques permettant la dérivation de lois et de prévisions quantitatives. Nous avons cependant plus de chance en ce qui concerne un processus particulier du développement, la croissance, qui est, elle, accessible à un traitement théorique et dont certaines conséquences peuvent être formulées par dérivation avec exactitude sous une forme quantitative (v. p. 190 et sq.).

II. LE GÈNE, PARTICULE ET DYNAMIQUE

Il n'est pas une discipline biologique où les analyses soient aussi subtiles, l'intégration de lignes de recherche originellement autonomes aussi poussées, les lois et les prévisions aussi exactes, les applications d'une telle portée pratique que la génétique moderne. En fait, le panorama qui s'offre au généticien scrutant le substrat matériel de l'hérédité soutient la comparaison avec les horizons que l'exploration des unités élémentaires de la matière, de la structure et de l'organisation des atomes a ouverts aux physiciens.

L'histoire de la génétique présente bien des aspects épistémologiques et méthodologiques intéressants. Il n'est de progrès possible en biologie, entend-on fréquemment dire, que par la « voie expérimentale ». Affirmation justifiée, bien sûr, dans la mesure où l'expérimentation constitue l'instrument le plus important dont nous disposons pour déceler les corrélations entre les phénomènes naturels. Mendel n'aurait jamais découvert les lois qui portent son nom s'il s'était contenté de méditer dans le silence du cabinet. Et pourtant, il a fait plus que de se livrer simplement à une série d'expériences, fort minutieuses, il est vrai, mais qui ne soulevaient pas de difficultés insurmontables : après tout, l'homme a effectué des essais de croisements depuis qu'il a commencé à s'adonner à l'agriculture et à l'élevage, c'est-à-dire depuis le Paléolithique supérieur, et on ne compte pas les botanistes qui ont opéré des hybridations avant Mendel!

L'œuvre de Mendel — et c'est là son sens profond — repose sur l'abstraction neuve et ingénieuse qui fut le point de départ de ses expériences. Rompant avec la conception qui prévalait alors, à savoir la théorie de l'« héritage mixte » soutenant que les propriétés paternelles et maternelles seraient en quelque sorte mélangées chez les hybrides, il introduisit la notion de caractères héréditaires dissociables se transmettant sans se mélanger de génération en génération. Ce principe théorique une fois posé, il en découle qu'on peut dériver par le truchement de l'expérience les lois exactes selon lesquelles a lieu la distribution des caractères au cours des générations successives, distribution dont les modalités relèvent de l'analyse combinatoire. Ce n'est pas une expérimentation conduite à l'aveuglette, mais l'alliance de concepts théoriques et d'expériences délibérées qui a rendu possibles l'œuvre de Mendel et les progrès ultérieurs de la génétique. La science n'est pas une simple accumulation de faits : les faits ne se convertissent en savoir que lorsqu'ils sont incorporés à un système conceptuel. Si Mendel a fait œuvre d'avant-garde, c'est pour avoir

appliqué une méthode dont la physique avait toujours usé mais que la biologie avait jusque-là ignorée. Ce fut aussi la raison pour laquelle ses contemporains, même les plus éclairés, ne l'ont pas compris.

La génétique réfute également une objection couramment soulevée quant à la possibilité de formuler des lois exactes en biologie : les phénomènes de la vie sont, dit-on, beaucoup trop compliqués pour admettre de telles lois. Nous répondrons d'abord que les systèmes physiques eux-mêmes, un atome ou un cristal, sont loin d'être « simples »; que la physique, elle aussi, utilise des abstractions idéales, comme la rigidité absolue d'un corps ou les gaz parfaits — abstractions qui sont l'une après l'autre corrigées à mesure que les expériences renforcent la théorie; que des problèmes apparemment simples, enfin, tel celui du corps triple en mécanique, ne sont souvent résolus que par approximations. Par ailleurs, la génétique démontre que la complexité des processus des phénomènes biologiques n'est nullement incompatible avec des lois exactes. Nous sommes loin de connaître l'enchaînement des événements à la suite desquels le gène introduit dans l'œuf fertilisé confère ses caractères à l'organisme parfait : cela ne nous empêche cependant pas de porter en matière d'hérédité des jugements d'une précision rigoureuse grâce à l'emploi d'une abstraction appropriée, à savoir la distribution des caractères au cours des générations. Il n'en faut pas plus pour nous permettre de dominer les problèmes théoriques et même, en ce qui concerne l'élevage et la culture, pratiques, de l'hérédité.

Une autre condition est encore nécessaire pour que cette démarche soit fructueuse : la recherche doit aller du simple au complexe. Si Tycho avait bénéficié des données de l'astronomie moderne, disait Poincaré, Kepler n'aurait pu énoncer ses lois; la connaissance précise des anomalies que présente la révolution des planètes l'aurait alors empêché d'établir des lois qui ne sont valides qu'en première approximation. La grande chance de la génétique fut, pareillement, d'avoir fait ses premiers pas avec

un cas particulièrement favorable — les hybrides de pois de Mendel — et d'avoir poursuivi sa marche vers des cas d'une complexité croissante. Mendel lui-même arriva à une impasse lorsque, passant à la seconde étape de ses travaux, il tenta des croisements avec *Hieracium* qui, nous le savons aujourd'hui, représente un cas compliqué d'hybridation inter-spécifique et, par conséquent, n'obéit pas à la simple Loi de Ségrégation. La Science procède à partir de cas idéaux dont une loi simple permet de rendre compte et intègre progressivement les cas plus compliqués. Il est fort possible qu'en bien des disciplines biologiques nous possédions, non pas trop peu, mais trop de faits et que l'accumulation même d'une énorme masse de données fasse obstacle à la découverte des modèles théoriques indispensables.

La génétique démontre d'éclatante façon à quel point les facteurs irrationnels, rebelles à la logique et échappant à la prévision, influent sur le progrès scientifique. En fait, son cheminement — et spécialement le fait qu'elle a commencé par aborder des problèmes simples avant de s'attaquer aux compliqués — a été pour une large part dû à une série d'heureux accidents. Le premier d'entre eux était déjà contenu dans les expériences de Mendel sur les pois : Mendel analysa sept paires de facteurs — or, le pois possède précisément sept chromosomes au stade haploïde et il se trouve que chacun des caractères étudiés par Mendel est localisé sur un chromosome différent. Si l'expérimentateur avait travaillé sur des caractères déterminés par des gènes portés par un même chromosome, et par conséquent liés, il n'aurait pas découvert la loi de ségrégation et aurait été dans l'incapacité d'établir les lois classiques auxquelles il a donné son nom. Ce fut un autre coup de chance que la petite mouche Drosophile ait été élue comme matériel privilégié de la recherche génétique. Et que le choix se soit porté sur *Drosophila virilis*, par exemple, fut particulièrement bénéfique pour des raisons diverses. Après une analyse génétique exhaustive de *Drosophila*, après qu'une somme extraordinaire d'expériences ait permis

de dresser des cartes chromosomiques, l'importance des chromosomes géants des glandes salivaires fut reconnue. De plus, les chromosomes géants qui ont rendu possible la vérification cytologique de la disposition des gènes à l'intérieur du chromosome telle que l'expérimentation avait permis de l'inférer, existent exclusivement chez notre mouche. Drosophila, enfin, s'est révélée un sujet d'expérience particulièrement favorable pour l'étude des gènes-hormones, de la transplantation, etc.

La génétique a prouvé que les caractères héréditaires sont déterminés par des unités matérielles localisées dans les chromosomes, à savoir les gènes. Les gènes contrôlent tous les caractères héréditaires, depuis les caractères somatiques les plus anodins dont l'incidence sur les processus vitaux est insignifiante (comme la couleur et la forme des pois, la nuance des yeux et du cheveu de l'homme) jusqu'aux plus hautement intellectuels, comme le génie musical ou l'aptitude scientifique, en passant par des anomalies graves comme la surdi-mutité ou l'épilepsie. Les gènes sont disposés dans les chromosomes en séries linéaires, un peu à la manière des perles enfilées en collier. Susceptibles de se combiner librement, ils sont largement indépendants les uns des autres. En vertu de la troisième loi de Mendel, les chromosomes, avec les gènes dont ils sont porteurs et les caractères correspondant à ces gènes, peuvent s'associer et se distribuer selon les principes du calcul des probabilités. Les gènes localisés dans le même chromosome jouissent également d'une large autonomie : dans le « crossing-over », il y a échange de segments (et des gènes que ces segments contiennent) entre deux chromosomes homologues; dans la déficience, certains gènes ou certains segments du chromosome se détachent; dans la translocation ou l'inversion, c'est-à-dire la fixation d'un segment chromosomique (avec ses gènes) à un autre chromosome, ou l'insertion inverse d'un segment à l'intérieur du chromosome, l'arrangement des gènes est altéré sans que cette modification affecte les caractères contrôlés par les gènes intéressés. Hormis certains

cas exceptionnels, à savoir l'effet dit de position (v. p. 116), les gènes se manifestent donc comme des unités autonomes et l'influence qu'ils exercent sur l'organisme ne dépend ni de leur combinaison ni de leur disposition. Ils sont alignés dans les chromosomes à la manière de wagons que l'on peut déplacer et permuter sans que ces manœuvres aient la moindre conséquence sur les marchandises dont ils sont chargés.

Une masse énorme d'expériences génétiques, portant aussi bien sur l'analyse des faits d'hybridation que sur l'étude directe au miscroscope de la structure chromosomique ont confirmé le bien-fondé de cette conception granulaire de l'hérédité. Cependant, pour peu que nous la considérions sans idée préconçue, une telle notion ne laisse pas de sembler quelque peu paradoxale.

Prenons, par exemple, l'objet d'étude favori des généticiens, Drosophila, la mouche du vinaigre. Ses chromosomes sont manifestement bourrés de gènes correspondant à des caractères subtils et, généralement, assez insignifiants. L'ensemble des gènes, ou génome, a l'air de se composer d'unités contrôlant, l'une certaine déformation des ailes par exemple, la suivante une certaine couleur de l'œil, l'autre une certaine implantation pileuse ou la coloration du corps, etc. C'est en vain qu'on y chercherait un arrangement correspondant à l'organisation de l'animal qui n'est certainement pas un simple agrégat d'yeux de telle ou telle forme ou de telle ou telle couleur, d'ailes et de soies. Aussi la question fondamentale — que les manuels passent d'habitude sous silence — est de savoir quelle est la signification réelle du « gène » ou « unité d'hérédité ».

En fait, une attitude organismique est indispensable dans le domaine de l'hérédité comme dans les autres secteurs de la biologie et c'est dans ce sens que s'oriente la génétique moderne; ici aussi, il est nécessaire d'abandonner le point de vue statique au profit du point de vue dynamique : l'hérédité n'est pas un assemblage mécanique de gènes rigidement liés aux caractères visibles qu'ils produisent : c'est un flux de processus où

les gènes interviennent selon des modalités définies.

La génétique classique a déjà consigné de multiples exemples de caractères dus à la coopération de deux (ou plus de deux) gènes. Les travaux récents ont montré que, loin d'être l'exception, cette coopération est la règle et qu'elle constitue une importante caractéristique de l'hérédité, fait que traduisent bien des notions comme la polygénie des caractères et le pléiotropisme des gènes. En dernière analyse, tous les caractères héréditaires sont polygéniques, c'est-à-dire qu'ils dépendent de la coopération d'un grand nombre de facteurs, sinon de tous les facteurs présents. La transition est continue et sans hiatus entre les caractères apparemment déterminés par un seul gène, ceux qui subissent l'influence d'un plus ou moins grand nombre de gènes (les modificateurs) et ceux, enfin, qui se trouvent sous la dépendance du système entier des gènes, ce qu'on appelle le « gène-milieu ». Par ailleurs, l'action des gènes est pléiotropique : un gène donné *n'agit pas sur un seul et unique caractère* mais affecte peu ou prou l'organisme tout entier. Nous avons, là encore, affaire à une série continue, depuis le gène dont l'action ne porte que sur un caractère isolé jusqu'aux gènes modifiant profondément l'ensemble de l'organisme.

Conséquence de la nature dynamique de l'hérédité, un même caractère est susceptible d'être influencé par des facteurs variés. Ainsi, des gènes différents, souvent localisés sur des chromosomes différents, peuvent déterminer des caractères très voisins. Dans le phénomène dit de phénocopie, un même effet peut être attribué soit à une mutation héréditaire due à l'altération d'un gène, soit à une modification non-héréditaire due à des facteurs extérieurs. On connaît, chez Drosophila, par exemple, beaucoup de variations réputées mutatoires qu'on peut aussi reproduire en tant que modifications ou *dauermodificationen* en soumettant le sujet à la chaleur. Si l'on traite par la chaleur ou par le froid des papillons au stade de la chrysalide, on détermine des modifications correspondant aux sous-espèces héréditaires, méridionales ou septentrionales.

C'est là chose facile à comprendre. Quoique la production d'un organisme et de ses caractères mette en jeu une quantité extrêmement grande de processus, le nombre rents d'organismes susceptibles de croisement, c'est-à-pourquoi mutations de gènes et facteurs externes peuvent donner les unes comme les autres des phénotypes similaires, voire identiques.

Pour définir la signification de la notion de « gène », il importe de dégager clairement ce que les expériences génétiques ont effectivement établi. L'expérimentation n'est possible en ce domaine qu'avec des organismes se prêtant à l'hybridation. Ainsi, les gènes qu'on a identifiés correspondent-ils toujours à des caractères différents d'organismes susceptibles de croisement, c'est-à-dire des caractères en général raciaux, et seulement dans des cas exceptionnels, spécifiques. L'analyse génétique révèle, par exemple, l'existence d'une certaine disparité au niveau d'un certain *locus* chromosomique entre une drosophile de la mutation *Bar* et une drosophile du type Sauvage; la différence, ici, est directement vérifiable si l'on observe les chromosomes géants au microscope. Parce qu'il y a en ce point une différence et parce que celle-ci induit des réactions différentes, une race aura l'œil-*Bar* à nombre d'ommatidies réduit, l'autre aura des yeux normaux. Il s'ensuit que ce que l'on désigne sous le nom de « gène » n'est pas une unité, un *anlage* produisant *per se* un caractère ou un organe défini (telle ou telle couleur, telle ou telle forme de l'œil, de l'aile, des poils et autres caractères de ce genre) mais l'expression d'une divergence entre génomes par ailleurs correspondants. La *totalité* de l'organisme est produit par la *totalité* du génome [1], avec, toutefois, une certaine latitude, le résultat dépendant dans chaque cas de la nature

1. Et du plasmon, c'est-à-dire la totalité des facteurs héréditaires contenus dans le cytoplasme bien que l'incidence de la transmission cytoplasmique semble assez limitée (on la constate surtout chez les végétaux supérieurs mais il y a également des plasmagènes chez la levure, les bactéries, les paramécies, les drosophiles, etc.).

d'une macromolécule — un gène — insérée en un certain point du chromosome.

Le fait que le génome au complet soit nécessaire au développement normal en constitue la preuve directe. Des déficiences majeures, c'est-à-dire la perte de sections de chromosomes, sont toujours létales. Le génome n'est donc ni une somme, ni une mosaïque d'*anlagen* indépendants agissant chacun pour son compte : c'est un système qui opère en bloc pour produire l'organisme, et le développement de celui-ci est altéré en fonction des modifications affectant les parties composantes de ce système, les gènes.

Quel est le mode d'action des gènes?

Nous avons une connaissance étendue des substances diffusibles, composés hormonoïdes dont la fabrication incombe à des gènes définis et qui interviennent dans les processus embryologiques. Les gènes agissent comme catalyseurs; ils contrôlent par l'entremise de ces substances la vitesse et la direction des processus. Un gène mutant et un facteur externe (comme la température) étant parfois capables d'affecter de façon semblable un processus évolutif, un phénotype identique peut avoir valeur de mutation, de phénocopie ou de *dauermodification*, de la même manière qu'une réaction chimique est susceptible d'être influencée dans le même sens par un catalyseur ou par la chaleur.

Beaucoup de gènes agissent comme « gènes de vitesse » (*rate-genes*), c'est-à-dire qu'ils influent sur le rythme de certaines chaînes de réaction. Le développement repose sur un système de processus placés sous la dépendance des gènes, et qui doivent être parfaitement synchronisés pour assurer une évolution normale. Mais la mutation d'un gène peut modifier la vitesse des réactions et, par conséquent, se traduire par des altérations plus ou moins prononcées de l'organisme. Nous retrouvons là le « principe de l'harmonie des vitesses de réaction » dont nous avons déjà parlé à propos de l'embryologie et que Goldschmidt a, le premier, énoncé à l'occasion de ses travaux sur le mécanisme de la détermination sexuelle.

La détermination du sexe est due au fait que, dans tout organisme, des réactions « masculines » et des réactions « féminines » se poursuivent simultanément; c'est le rapport quantitatif des déterminateurs sexuels (deux chromosomes X chez la femelle, un chez le mâle dans le cas type) qui confère l'avantage dans cette course aux unes ou aux autres. Ce principe n'est pas limité à la physiologie du développement : il concerne aussi de nombreux phénomènes intéressant le généticien. C'est ainsi que la dominance peut s'exprimer, elle aussi, en termes de vitesses de réaction; tout organisme est le siège d'une course entre réactions concurrentes : la plus rapide l'emporte. La dominance peut, pour cette raison, être influencée par d'autres gènes (les modificateurs, le complexe génétique) ou, dans le cas de la phénocopie, par des facteurs externes, ceux-ci comme ceux-là étant susceptibles d'affecter la vitesse des processus. On peut expliquer de façon analogue les changements de dominance où l'on voit une réaction, initialement lente, prendre la haute main à des étapes plus avancées du développement. De même, un écart de synchronisation au début des processus ségrégatifs, risque d'avoir des conséquences importantes : c'est le cas de la mutation *aristapedia* de la drosophile où une soie de l'antenne se transforme en tarse. Si, chez l'insecte, le rapport entre la vitesse du développement et la vitesse de la chitinisation est altéré du fait d'une mutation, des organes larvaires peuvent se chitiniser et se perpétuer au stade adulte. Inversement, certains organes sont susceptibles d'un développement prématuré : on verra, par exemple, une chenille développer des antennes. Les *Hemmungsmissbildungen* comme le palais fendu, le bec-de-lièvre, etc., proviennent de ce que certains processus évolutifs ne s'étant pas effectués avec une vitesse suffisante, des états embryonnaires se sont maintenus chez l'adulte. Une déficience de la sécrétion hormonale d'origine mutatoire peut provoquer la néoténie, c'est-à-dire la maturité sexuelle à l'étape larvaire, que l'on rencontre chez les amphibiens pérennibranchiés comme *Proteus*. La pré-

tendue « fœtalisation » chez l'homme s'explique de façon semblable, selon la théorie de Bolk. Des modifications de vitesse des réactions chimiques peuvent provoquer des remaniements de la pigmentation et se solder par des variations de couleur héréditaires. Une des principales causes de la multiplicité des formes vivantes et de l'évolution doit être recherchée dans les altérations affectant l'harmonie des vitesses de croissance relative, aboutissant à la croissance allométrique et à des changements de proportion dans des espèces voisines (v. p. 184).

On peut dans de nombreux cas prouver (ou, tout au moins, considérer comme probable) que les différences dans la vitesse des processus embryonnaires sont liées à des différences quantitatives des gènes intéressés et sont fonction du dosage de l'équipement génétique. C'est déjà vrai pour le phénomène classique de la détermination sexuelle : l'évolution vers la forme mâle ou la forme femelle est normalement déterminée par le rapport quantitatif existant entre les déterminateurs sexuels — en d'autres termes, la forme définitive varie selon qu'il y a un chromosome X ou deux. Cependant, chez les hybrides de races géographiquement différentes du papillon « zigzag » (*Lymantria dispar*), le rapport quantitatif normal est dérangé. Il n'y a pas d'harmonie quantitative entre les gènes sexuels de la race « faible » et ceux de la race « forte », et le sexe génotypique est incapable de l'emporter franchement sur son concurrent : de tels croisements aboutissent ainsi à des formes sexuelles intermédiaires (intersexués), et le résultat de toutes les combinaisons possibles est prévisible. Nous pouvons pareillement interpréter de multiples allèles somatiques, comme la série *vestigiale* de Drosophila (aux ailes diversement réduites) sur la base d'une disparité quantitative graduelle du gène mutant. Les mutations *Bar* et *ultra-Bar* chez Drosophila (v. p. 116) consistent respectivement en un dédoublement ou une triplication d'une petite section du chromosome X visible dans les chromosomes salivaires géants. Les rapports quantitatifs sont également décisifs dans la détermination du sexe chez les algues et

peuvent parfois conduire à des phénomènes dits de sexualité relative, c'est-à-dire que la même cellule se comporte tantôt comme « mâle », tantôt comme « femelle » vis-à-vis des autres cellules. En ce cas, les substances agissantes de la détermination sexuelle peuvent être chimiquement identifiées.

Ainsi nombre de conséquences importantes découlent du principe de Goldschmidt. Il ressort des phénomènes génétiques mentionnés ainsi que des phénomènes compétitifs se manifestant au cours du développement (v. pp. 91 et sq.) et que des différences originellement quantitatives entraînent souvent par la suite des divergences qualitatives.

En général, plus l'action du gène s'exercera à un stade jeune du développement, plus ses effets seront naturellement profonds et plus nombreux seront par conséquent les processus sur lesquels il influera.

Les effets pléiotropiques des gènes s'expliquent donc souvent du fait que ces gènes sont agissants aux stades jeunes du développement embryonnaire. Les mutations ayant des effets somatiques profonds sont, pour la même raison, fréquemment létales. Un effet relativement simple à un stade embryologique précoce est susceptible d'amener de nombreuses transformations phénotypiques. Ainsi, Little et Bragg, en soumettant des souris aux rayons X, ont provoqué une mutation dans laquelle un gène récessif détermine des épanchements sanguins auxquels font escorte une profusion d'anomalies variées : luxation des pattes, polydactylisme, anophtalmie, difformités craniennes, lésions cérébrales, etc.

Cette notion de l'hérédité conçue comme système de processus gouvernés par le principe d'harmonie des vitesses a des conséquences phylogénétiques d'une portée considérable. De Beer (1926) a montré que les dérogations à la loi biogénétique de Haeckel de la récapitulation de la phylogénèse dans l'ontogénèse proviennent pour une large part de ce que l'ordre original des états ontogénétiques ancestraux est susceptible d'être remanié chez les descendants par des altérations affectant la vitesse

des processus évolutifs. On ne saurait donc parler d'une « récapitulation » exacte de la série phylogénétique dans l'ontogénèse des descendants, mais seulement d'une « répétition » de quelques-uns des états ontogénétiques antérieurs dont la séquence peut être profondément altérée.

Des écarts de synchronisation dans les vitesses des processus embryonnaires peuvent se solder, singulièrement lorsqu'ils s'exercent sur les processus embryologiques initiaux, par des transformations d'une grande amplitude. Dans le cas de certaines mutations de la drosophile, comme *aristapedia* (formation d'une patte à la place d'une antenne), *tetraptera* (quatre ailes), *proboscidea* (modification portant sur certains articles buccaux qui deviennent alors semblables à ceux des bouches ravisseuses d'insectes appartenant à des ordres différents), le gène mutant ne se manifeste pas par un effet isolé : un changement quantitatif simple en lui-même contrôle un procès extensif qui conduit à de profondes modifications du canevas évolutif et, par conséquent, aboutit à des changements morphologiques complexes. C'est en ce sens que Goldschmidt parle des « monstres heureux » dont l'apparition peut, d'après lui, introduire de grandes transformations évolutionnaires. Schindewolf, dans sa théorie de la « protérogénèse », a, de son côté, mis l'accent sur l'importance des transformations embryologiques précoces du point de vue de la paléontologie. On a déjà noté l'intérêt que ces changements présentent également en ce qui concerne l'évolution humaine. Le principe de l'harmonie des vitesses des processus permet dans certains cas une analyse détaillée des événements morphogénétiques : le dessin des ailes des papillons, par exemple (Goldschmidt, Henke, Kühn), constitue un objet d'étude particulièrement choisi en raison de sa nature bi-dimensionnelle et des facilités qu'il offre à l'analyse embryologique et génétique. La formation des multiples modèles d'ailes a pour base un nombre relativement faible de processus fondamentaux qui, d'une espèce à l'autre, varient, pour la plupart,

sous l'angle de la quantité et sont sous la dépendance d'un contingent réduit de gènes mendéliens, mais dont les multiples possibilités de permutation et de combinaison produisent cette extraordinaire richesse de motifs et de coloris. La croissance allométrique relative constitue un autre phénomène fondamental se prêtant à l'analyse mathématique et quantitative (v. p. 184).

Qu'est-ce qu'un gène? Il est possible d'avoir un aperçu du nombre total des gènes que possède Drosophila, en se référant d'une part à la somme des mutations et des crossing-over expérimentalement constatés, d'autre part en recensant les chromomères, qui représentent le siège des gènes, par l'observation au microscope des chromosomes géants. Les deux évaluations donnent approximativement un total de huit à dix mille gènes pour les quatre chromosomes de Drosophila. A partir de ce chiffre nous sommes en mesure de calculer le volume d'un gène : il correspond en gros à un petit cube d'un cent millième de millimètre de côté. La génétique d'irradiation — analyse des mutations provoquées par les rayons X et autres radiations de faible longueur d'onde (v. pp. 219 et sq.) — nous permet également d'avancer que le gène est un composé atomique d'un ordre de grandeur voisin de celui d'une grosse molécule ou d'une micelle. Arrangement de gènes en série linéaire, le chromosome peut être considéré comme un « cristal apériodique » (v. p. 53). Un gène est susceptible de se modifier sous l'action d'un quantum lumineux dans le cas des mutations induites par irradiation ou à la suite de mutations spontanées vraisemblablement provoquées par l'agitation thermique. Cette altération est probablement l'indice que la molécule-gène accède à un nouvel état d'équilibre, transition qui peut être interprétée comme un passage à une forme isomère, un changement de chaînes latérales ou autre phénomène du même ordre.

En 1937, l'auteur a insisté sur la nécessité devant laquelle nous nous trouvons d'adopter une conception organismique de l'hérédité :

« Les chromosomes ne représentent pas des séries de gènes dont l'un, par exemple, produirait l'œil vermillon, le suivant l'aile miniature, les autres l'œil Bar ou les soies réduites, et ainsi de suite. Nous dirons plutôt que la *totalité* du génome de la cellule germinale produit la *totalité* de l'organisme de l'animal parfait. Lorsque nous parlons de « gènes », nous ne faisons qu'exprimer le fait que les génomes présentent des différences locales. Cela et rien de plus. En réalité, nous constatons simplement que si l'on croise une drosophile à ailes *vestigiales* avec une drosophile à ailes normales, par exemple, l'analyse révèle entre les deux races une différence portant sur un point déterminé d'un chromosome déterminé : cette différence, localisée au point en question, constitue le « gène ». Ce n'est pourtant pas un gène unique qui produit cette forme d'ailes ou cette autre. La réalisation entière de ces ailes (et c'est vrai de chaque organe) est l'œuvre de l'ensemble du génome, à ceci près qu'elle variera quelque peu selon que tel point précis du chromosome sera occupé par telle molécule ou telle autre. Les gènes sont l'expression de variantes mineures entre génomes par ailleurs correspondants. Ce ne sont pas les centres générateurs des organes individuels. On peut encore dire qu'un *locus* chromosomique représente un point sensible et aisément perturbable du plasma germinal.

« C'est en nous en tenant à cette conception que nous pouvons comprendre comment des influences agressives (rayons X, températures élevées, etc.) peuvent induire des mutations et pourquoi, en outre, les mutations expérimentales sont dans une large mesure des anomalies. Le traumatisme affectant le plasma germinal, s'il est particulièrement brutal, fait obstacle au développement et agit comme « facteur létal » localisé en un point défini. Plus faible, il causera des malformations. Grâce à cette notion, bien des difficultés que soulève la conception traditionnelle du gène disparaissent et nous ne sommes plus embarrassés par des

questions telles que : quel est le siège des gènes, vecteurs des caractères systématiques supérieurs? comment peuvent-ils s'insérer dans les chromosomes déjà bourrés de gènes gouvernant des variations mineures? etc. En outre, les résultats positifs de la génétique demeurent inchangés. »

On peut comparer ces appréciations aux remarques de Goldschmidt dans « Outlook on a future gene theory » (1938). Selon cet auteur, au point où en est arrivée l'évolution de la génétique depuis quelques années, il est nécessaire de se demander si l'on peut encore soutenir que le gène soit une unité d'hérédité dissociable. Les considérations auxquelles se livre Goldschmidt se fondent en particulier sur l'effet de position. Dans la race *Bar* (mutation due à un crossing-over inégal) de la drosophile, apparaissent parfois des individus dans le chromosome X desquels voisinent deux gènes *Bar*. Or, les effets de ces facteurs *Bar* diffèrent selon qu'ils sont les hôtes du même chromosome ou que les deux chromosomes X de la femelle en portent chacun un : dans ce dernier cas, ils produisent l'œil *Bar* normal (environ soixante-huit ommatidies) alors que dans le premier, ils déterminent une réduction beaucoup plus notable de l'œil, la mutation *ultra-Bar* (quarante-cinq ommatidies). L'effet dépend donc de la position du gène. En outre, des mutants dont le phénotype correspond à des mutations de gènes, c'est-à-dire à des altérations affectant un gène individuel, peuvent être le résultat de translocations, d'inversions, de duplications ou de déficiences : en ce cas, la mutation a seulement pour origine un dérangement dans la structure d'un chromosome. Ces phénomènes ont conduit Goldschmidt à proposer une théorie du plasmogerme selon laquelle « les gènes n'existent plus en tant qu'unités distinctes ». Le chromosome se représente comme une longue chaîne moléculaire complexe dont chaque point possède une signification précise, tant en ce qui concerne ses propriétés chimiques que ses effets sur le tout. Le type Sauvage est sous la

dépendance de la chaîne tout entière agissant comme unité. Toutefois, une altération de cette chaîne se solde par une perturbation des réactions catalytiques et s'extériorise finalement sous forme d'une « mutation ». Une mutation peut donc être engendrée par un changement réel intervenant en un point défini du chromosome : on l'appelle alors mutation-gène; elle peut également être due à un simple changement topographique, comme dans l'effet de position. Nous pouvons donc faire appel au concept du gène pour décrire les faits génétiques : il n'en demeure pas moins que l'unité d'hérédité qui contrôle effectivement le développement est le chromosome plus le plasmogerme.

III. ÉVOLUTION I : LE MOULIN A PRIÈRES TIBÉTAIN

La génétique est à la base de la conception moderne de l'évolution qui, pour l'essentiel, est revenue à la théorie darwinienne de la sélection naturelle. Une descendance surabondante est la règle chez tous les organismes; pourtant, cette énorme prolifération ne conduit pas à un accroissement numérique illimité des individus au sein de l'espèce qui demeure plus ou moins constante. C'est que se mène une incessante lutte pour l'existence entraînant la destruction de la majeure partie des individus produits. D'autre part, de temps en temps, au cours de la vie des espèces, apparaissent accidentellement des formes — appelées aujourd'hui mutations — présentant de petites variations par rapport au type normal. Ces mutations peuvent être nuisibles, indifférentes ou favorables. Dans le cadre de la lutte pour la vie, la sélection *naturelle élimine les premières et conserve au contraire* les dernières, multipliant ainsi les chances de reproduction des individus qui les manifestent. Fréquemment répété sur de longues périodes, ce processus aboutit à l'évolution, qui est tout à la fois création du foisonnement des formes vivantes et adaptation des organismes à leur environnement spécifique.

Le premier préalable à la théorie de la sélection — la surprolifération des descendances, le fait qu'en dépit de cette surproduction le nombre des individus ne s'accroît pas à l'*infini* et la concurrence vitale qui en découle — est directement confirmé par l'observation.

Le second préalable — l'apparition de variations héréditaires — est démontré par les recherches modernes puisque l'on découvre au sein de chaque forme dont on a poussé l'étude assez loin une quantité considérable de mutations.

Le troisième préalable — la sélection — est expérimentalement et mathématiquement prouvé. D'une part, on constate que la vigueur et la viabilité de diverses mutations sont susceptibles de varier avec les conditions ambiantes. D'autre part, nous disposons d'un moyen de vérification décisif du mécanisme de la sélection : l'analyse mathématique qui, grâce aux travaux de J.B.S. Haldane, Fisher, Sewall Wright, Ludwig et autres a avancé très loin en ce domaine — bien que l'expérimentation et l'observation n'aient pas suivi tout à fait la cadence de la théorie mathématique de la sélection. L'analyse nous montre que, sur des périodes relativement courtes, la sélection permet à des mutations favorables, dont le pourcentage est faible au départ, de s'établir. Si l'on admet par exemple un taux de mutation initial de 1 pour 1 000, un nombre de descendants égal à 25 et un avantage sélectif de 1 pour 1 000 (ce qui veut dire que 999 mutants disparaissent seulement chaque fois que périssent 1 000 individus de la forme sauvage), il ne faudra que 710 générations si la mutation est dominante et 3 460 si elle est récessive pour que sa fréquence atteigne 99 % de la population totale. Une certaine difficulté vient du fait que le taux mutatoire est en général beaucoup plus faible (il est approximativement de l'ordre de 10^{-6}). Donc, pour que la fréquence des mutations passe, par exemple, de 10^{-6} à 10^{-3}, de longues périodes sont nécessaires dans le cas de mutations récessives, et elles sont récessives dans leur écrasante majorité. Dans l'exemple ci-dessus, il faudrait compter 100 millions de

générations. Aussi sommes-nous contraints de faire appel à des facteurs auxiliaires, tels que les fluctuations démographiques, la ségrégation en petits groupes consanguins, etc., hypothèses ayant toutefois des fondements biologiques indéniables. L'expérimentation a, d'ailleurs, révélé que dans de nombreux cas la valeur sélective des mutations est bien supérieure à celle que nous avons considérée dans le calcul ci-dessus.

A cela doit s'ajouter un autre facteur important, récemment découvert, l'effet d'isolement ou principe de dérive, qu'a tout particulièrement étudié Sewall Wright. Si une espèce se subdivise en petites populations isolées, le seul hasard des combinaisons de gènes peut engendrer au sein de ces groupes différentes mutations, et ce indépendamment de leur valeur sélective, et faire éclater l'espèce, originellement uniforme, en diverses sous-espèces et, finalement, en différentes espèces.

Le titre de l'ouvrage de Darwin a dans une certaine mesure masqué le fait que « l'origine des espèces » ne constitue jamais que l'un des problèmes soulevés par l'évolution, et non le plus important. Quatre problèmes principaux se posent en effet :

1° le problème de l'origine de la multiplicité des formes à l'intérieur d'un type donné d'organisation (ou *bauplan*), c'est-à-dire de l'origine des unités systématiques inférieures : races, sous-espèces, espèces, peut-être même genres;

2° le problème de l'origine de ces types d'organisations mêmes, c'est-à-dire de l'origine des unités systématiques supérieures;

3° le problème de l'origine des adaptations écologiques à des environnements définis;

4° le problème de l'origine de la complexe intégration morphologique et physiologique de l'organisme en tant que tel.

Il est, bien sûr, impossible de tracer de démarcations nettes entre ces problèmes. Le premier et le second concernent la diversité des formes organiques, le troi-

sième et le quatrième l' « aptitude » (« *fitness* ») de l'organisme.

Il est généralement admis que la formation des sous-espèces, et aussi très probablement des espèces, résulte de l'action des facteurs mentionnés dont l'existence a été expérimentalement et théoriquement établie : mutation fortuite, sélection, combinaisons accidentelles dans les petites populations isolées. Ce champ de recherches qui soulève un grand nombre de points intéressants ne suscite pas de difficultés majeures et ne provoque guère de litiges fondamentaux. La théorie de la sélection naturelle explique également de façon satisfaisante bien des faits d'adaptation, comme les ressemblances protectrices et le mimétisme qui permettent au Papillon Feuille Morte de prendre l'aspect d'une plante, ou à un animal sans défense d'en simuler un autre, non comestible; c'est là un phénomène fréquent chez les lépidoptères. Il faut supposer que, à l'origine, des variations accidentelles ont apparu chez la forme protégée, lui conférant une vague ressemblance avec la « forme modèle », ce qui lui donnait un avantage sélectif; la sélection naturelle jouant par la suite a renforcé cette ressemblance qui est devenue une copie absolument fidèle. Il n'est donc guère de problèmes relatifs aux points 1 et 3, problèmes touchant à ce que l'on appelle la micro-évolution, que la doctrine moderne de la sélection laisse sans réponse.

On n'est toutefois pas arrivé à un accord parfait quant aux points 2 et 4 qui ont trait à la macro-évolution. La grande majorité des biologistes modernes, et singulièrement ceux dont les travaux sont liés à la génétique, acceptent le sélectionnisme. Empiriquement, cette attitude se justifie du fait des succès obtenus par leur spécialité, dans le domaine tant de la théorie que des applications pratiques; méthodologiquement, elle s'appuie sur le principe que seuls des facteurs connus, susceptibles d'être exactement et expérimentalement démontrés, doivent entrer en ligne de compte. Certains morphologistes et certains paléontologistes professent néanmoins des opinions contraires : incessamment confrontés — et sou-

vent plus directement que les expérimentateurs — avec le merveilleux édifice de l'organisation du vivant, ceux-là répugnent à croire que cette architecture, cette intégration, cette harmonie entre la structure et la fonction soient le simple fruit du hasard. De son côté, le physiologiste, observant le système de catalyseurs étonnamment complexe d'une cellule qui, faute d'un seul élément, dégénère et se cancérise, étudiant les innombrables conditions nécessaires au fonctionnement normal d'une glande ou les corrélations nerveuses indispensables à un simple réflexe, a scrupule à admettre que le hasard puisse être une explication adéquate.

L'existence des mécanismes postulés — mutation, sélection, isolement — a été expérimentalement vérifiée comme nous l'avons dit; pourtant, et sans même parler des changements « macro-évolutionnaires », on n'a jamais constaté la surrection d'une espèce nouvelle, hormis en quelques cas limités aux plantes polyploïdes. La Théorie de la Sélection est une extrapolation dont seul le caractère impressionnant de l'idée de base rend la hardiesse recevable. Avec une théorie moins pittoresque, on hésiterait sans aucun doute à accorder à un principe qui n'a été expérimentalement vérifié que sur une échelle assez limitée, une extension cosmique et universelle.

Les arguments pour et contre le sélectionnisme ont été discutés un nombre incalculable de fois. En vérité, la controverse, assortie d'objections plus ou moins dignes d'intérêt, constitue la partie centrale de toute présentation de cette théorie, procédé que l'on chercherait en vain dans un traité de physique, par exemple, ou de physiologie.

Il est un précepte méthodologique sur la légitimité duquel on ne saurait apporter de réserve : ne prendre en considération que des facteurs connus et expérimentalement vérifiables — étendre leur champ d'application aussi largement que possible en fonction des principes de la positivité — exclure, dans le sens du rasoir d'Occam, les facteurs inconnus et non démontrés expérimentalement.

D'autre part, la génétique expérimentale a étudié quelques douzaines d'espèces animales et végétales depuis un peu moins de cinquante ans et jamais les mutations observées n'ont franchi le cadre de l'espèce. Affirmer que rien d'autre ne s'est produit pendant le milliard d'années, ou à peu près, qu'a demandé l'évolution qui mena « de l'amibe à l'homme », c'est là une téméraire extrapolation. Le débat porte donc plus sur un mode de pensée que sur l'évidence concrète.

D'innombrables caractères présentés par les organismes sont apparemment inutiles. Ce sont précisément ceux-là que les taxonomistes considèrent dans une grande mesure comme les plus importants puisque, du fait de leur neutralité fonctionnelle, ils possèdent un degré de constance élevé. La variété de forme et de groupement des feuilles, la diversité de l'arrangement par trois, quatre ou cinq des pétales, le nombre caractéristique de sept vertèbres cervicales des mammifères qu'on retrouve aussi bien chez la baleine qui n'a pas de cou que chez la girafe au col démesuré : autant de particularités morphologiques formant l'armature de la taxonomie qui font figure de « types », dépourvus en soi d'utilité mais susceptibles de s'adapter aux multiples exigences des habitats, un peu à la manière des églises, des hôtels de ville ou des châteaux dont le style peut indifféremment être gothique, baroque ou rococo. Comme l'a souligné le grand botaniste Gœbel, la diversité des formes organiques est de beaucoup supérieure à celle des environnements. Dans une même zone pélagique, milieu d'une extrême uniformité, on trouve des centaines d'espèces différentes de foraminifères ou de radiolaires, « chefs-d'œuvre artistiques naturels » dont l'incroyable variété morphologique n'a certainement rien à voir avec l'utilité.

De tels arguments n'embarrassent pourtant pas le sélectionniste. Des structures, inutiles en elles-mêmes, dit-il, peuvent être préservées dans un milieu uniforme où la pression sélective est faible. Elles peuvent surgir accidentellement, en vertu du principe du *drift* de

Wright, dans une espèce morcelée en petites populations isolées; il est également possible que des caractères inutiles aient jadis été associés à d'autres offrant un avantage sélectif, se réduisant peut-être à de simples différences de viabilité, et se soient ainsi perpétués.

Les maximes « Pourquoi faire simple alors qu'on peut faire compliqué? » et « Cela peut se faire ainsi mais cela peut aussi se faire autrement », paraissent connaître une grande vogue dans le monde de la vie qui accomplit souvent d'ahurissants détours pour arriver à un but qui pourrait être atteint beaucoup plus facilement et à moindre risque. Il n'est pour s'en convaincre que de considérer le cycle de développement de nombreux parasites, celui relativement simple d'un parasite de l'homme, l'Ascaris, par exemple : les jeunes larves, ingérées avec le bol alimentaire, après qu'elles ont gagné l'intestin, en traversent la paroi et, entraînées par le sang, arrivent au poumon d'où elles remontent vers la gorge. De là, il leur faut être à nouveau refoulées par déglutition pour se retrouver, à maturité sexuelle, dans le tube intestinal qu'elles auraient aussi bien pu ne jamais quitter à notre humble avis. Les remarquables plantes-pièges, comme le Sabot de la Vierge ou l'Arum Sauvage, capturent les insectes pollinisateurs et les retiennent grâce à des appareils compliqués afin que les fleurs puissent être fécondées en temps voulu. Ce mécanisme complexe aboutit en tout et pour tout à ceci que, sous nos climats, le Sabot de la Vierge et l'Arum sont parmi les très rares plantes à être au seuil de l'extinction. Même dans les régions tropicales dont elles sont originaires, les familles auxquelles ces végétaux appartiennent ne se débrouillent pas mieux que celles dont le vent assure banalement la pollinisation.

« Cela peut se faire ainsi mais cela peut aussi se faire autrement! » Les ruminants ont développé un estomac multiple extraordinairement complexe; cet organe possède certainement une très grande utilité et sa valeur sélective est fort élevée pour les herbivores; mais les chevaux dont l'estomac est simple ont la même taille impo-

sante et la même distribution géographique que les ruminants. Avec une industrie d'artiste, la nature a orné l'aile du papillon d'une copie protectrice afin que l'oiseau croie que le simulacre a aussi mauvais goût que le modèle. Pourtant l'Archer Noir commun, proie facile pour les oiseaux, est aussi nombreux que le sable des plages et dépouille les forêts. La survivance dans la lutte pour la vie, remarque le sélectionniste, peut être réalisée par des voies diverses et l'existence même de ces formes multiples prouve qu'elles sont adaptées.

Même réponse encore en ce qui concerne les formations absurdes, voire parfois apparemment désavantageuses : les formes géantes et baroques des ammonites, les cornes monstrueuses des titanothères ou les andouillers du mégacéros qui, en raison de leur pesanteur et de la gêne qu'ils apportaient aux mouvements d'un animal forestier, doivent probablement être tenus pour responsables de la disparition de cette espèce. Ludwig a calculé que les sélectionnistes proposent de quatorze à vingt explications pour rendre compte de ces caractères désavantageux. Ceci montre qu'elles ne réfutent pas la théorie de la sélection mais aussi que tout arbitrage décisif est impossible. Une hypothèse susceptible d'être franchement confirmée ou infirmée est autrement probante qu'une foule de conjectures. Citons quelques-unes des explications sélectionnistes : un caractère actuellement désavantageux ou indifférent a pu être autrefois avantageux — un caractère désavantageux peut être associé par pléiotropisme à un autre caractère à valeur sélective (ainsi, les cornes apparemment inutiles du titanothère sont liées selon la loi de l'allométrie (v. p. 184) à un accroissement de la taille qui, lui, est avantageux) — le caractère désavantageux a sa source dans la sélection sexuelle — au sein d'une espèce dont l'existence est interspécifiquement assurée peut se manifester une sélection intraspécifique capable de déterminer des développements nuisibles à l'espèce même — et ainsi de suite.

L'amoureux du paradoxe dira que la grande objection qu'on peut élever à l'encontre de la théorie de la sélec-

tion est qu'il est impossible de la réfuter. Avec une bonne théorie, on doit pouvoir indiquer une expérience critique qui, si elle se révèle négative, prouvera que la théorie est fausse. Si la force d'attraction interplanétaire était proportionnelle à $\frac{1}{r^3}$ et non à $\frac{1}{r^2}$, la mécanique newtonienne serait erronée; si l'on découvrait quelque part des tables de logarithmes rédigées en caractères cunéiformes, force nous serait de réviser toutes nos notions sur la mathématique babylonienne. Mais nous sommes, semble-t-il, incapables d'indiquer aucun phénomène biologique qui réfuterait la Théorie de la Sélection.

Considérons la structure de l'œil à accommodation : il possède une lentille élastique, un corps et des muscles ciliaires, des nerfs centripètes et centrifuges assurant la liaison avec les centres correspondants; pour que l'œil soit fonctionnel, tous ces éléments doivent être réunis et agir de façon coordonnée. Grande est la différence entre les « caractères » qu'étudie la génétique expérimentale et qui représentent de petites variations affectant la taille d'un organe, par exemple, sa couleur, etc., et l'origine de « systèmes » qui n'ont d'utilité et de valeur de survie qu'au titre d'ensembles organisés. En ce sens, des mutations isolées et fortuites ne sauraient être à la source ni du développement ni du perfectionnement d'un appareil : elles ne peuvent que le détériorer; qu'un seul de ses éléments vienne à faire défaut, et l'appareil n'est plus qu'une sorte de tumeur inutile, sinon nuisible. Aussi le calcul a-t-il montré qu'il est infiniment improbable que des mutations aient pu aboutir à une telle co-adaptation, à engendrer un appareil qui n'est fonctionnel que dans la mesure où il constitue un tout intégré.

Que répond à cela le sélectionniste? Rappelons-nous, dit-il, que la lentille oculaire est le produit d'une évolution qui s'est déroulée pendant un laps de temps énorme. Imaginons toute une gamme d'états intermédiaires se succédant de proche en proche entre le simple

pigment ponctuel, l'œil pédonculé et l'œil à cristallin — stades dont l'anatomie comparée nous confirme la réalité —, chacun déterminant un faible avantage sélectif. On comprend alors comment de telles formations ont pu avoir un effet cumulatif tout au long de la lente histoire phylogénétique. Et le sélectionniste de présenter d'élégants calculs à l'appui de ses dires.

L'uniformité de la micro-évolution et de la macro-évolution, de l'origine de la prolifération des formes dans le cadre d'un « type » et de l'origine de ces types eux-mêmes est mise en question et défendue avec autant d'acharnement. L'apparition d'un insecte ailé à ascendance aptère est un phénomène ne se situant pas sur le même plan que les mutations classiques de la drosophile qui ne font que modifier des ailes déjà existantes. Un type macro-évolutionnaire nouveau n'est pas le produit d'une accumulation graduelle de changements de faible amplitude mais le résultat de « macro-mutations » qui provoquent des transformations profondes aux stades embryonnaires initiaux. Ce point de vue est confirmé par la paléontologie qui décèle deux phases dans l'évolution : la première est la surrection soudaine d'un type inédit qui, immédiatement, éclate, de façon explosive, pourrait-on dire, et se fragmente en classes et en ordres; la seconde est une lente « spéciation » et une adaptation progressive aux diverses conditions de milieu que connaissent ces différents groupes. La réponse du sélectionniste est celle-ci : il n'est pas possible de donner une définition claire de ce qu'on appelle un « type »; aussi ne pouvons-nous tracer de frontières entre la « macro-évolution » et la « micro-évolution ». L'expérimentation a mis en lumière un grand nombre de mutations profondément transformatrices, comme la mutation *tetraptera* (quatre ailes) de la drosophile diptère ou les mutations de la gueule-de-loup amenant une symétrie radiale de la corolle dont la symétrie est normalement bilatérale.

La rareté — et souvent l'absence complète — d'états intermédiaires entre types différents s'explique facilement : les souches ancestrales des types nouveaux sont

clairsemées et, par conséquent, les probabilités pour que les ancêtres aient été préservés sous forme de fossiles sont faibles. Néanmoins, nous connaissons un nombre honnête de tels états intermédiaires, comme l'*Archéoptéryx* qui fait transition entre le reptile et l'oiseau ou, dans la série presque sans solution de continuité qui va des reptiles aux mammifères, les *Thériodontes*. Il n'y a en vérité aucune raison de supposer une discrimination fondamentale entre la micro-évolution et la macro-évolution, aucune raison non plus de supposer que les lois de l'hérédité aient jadis été différentes de ce qu'elles sont aujourd'hui.

On affirme souvent que la marche de l'évolution ne peut s'expliquer en terme d' « utilité ». Si organisation supérieure signifiait avantage sélectif, les organismes supérieurs auraient supplanté les inférieurs. Or, on peut faire autant de sondages que l'on veut dans la nature, on constate toujours la coexistence des niveaux d'organisations les plus variés, des unicellulaires aux vertébrés, diversité en vérité nécessaire à l'équilibre biocénétique. Ce à quoi le sélectionniste réplique : l'invention de l'arc et de la flèche rendit périmée la méthode de combat plus rudimentaire qui consiste à jouer du gourdin; l'introduction des armes à feu voua les chevaliers porteurs d'armure à l'extinction; l'efficacité des charges de cavalerie fut mise en question par l'apparition des blindés. Dans la lutte pour la vie qui se joue actuellement à l'échelle des nations, seule l'aviation garantit la survie — jusqu'au jour proche où de futures bombes atomiques perfectionnées affranchiront l'humanité de toute inquiétude concernant les problèmes de la sélection, sur le plan de la théorie comme sur celui de sa propre survivance. Au cours de cette merveilleuse progression, il arrive que des états antérieurs se maintiennent anachroniquement : le coureur de brousse peut persister au niveau de civilisation mérovingien — des techniques d'extermination réciproque d'un faible rendement peuvent subsister de nos jours au cœur de l'Afrique et en Nouvelle-Guinée. Si, pareillement, les sauriens noncha-

lants ont été évincés par les mammifères à sang chaud, plus entreprenants, et les marsupiaux par les placentaires, il n'en demeure pas moins que les lézards, les serpents, les tortues et les crocodiles ont survécu, témoignant de l'ancienne splendeur du reptile, et qu'il y a toujours des marsupiaux en Australie où aucun mammifère supérieur n'a surgi.

On peut poursuivre ce genre de discussion jusqu'à épuisement mutuel des adversaires sans qu'aucun d'eux se laisse convaincre. C'est compréhensible. Nous connaissons une ou deux douzaines de cas où l'« utilité » d'un caractère a été expérimentalement démontrée — celui, par exemple, des insectes qui, dotés d'une coloration identique à celle du milieu ambiant, échappent mieux au bec des oiseaux que les individus de la même espèce dont la livrée tranche sur la teinte de l'environnement. Mais nous ne saurions pour autant conclure que l'évolution est fonction de l' « utilité » : aucune vérification, non plus qu'aucune falsification, expérimentale n'existe qui pourrait confirmer pareille extrapolation. Si une espèce donnée a survécu et a poursuivi son évolution, cela prouve que le changement a été, soit avantageux, soit associé à d'autres changements qui l'étaient — ou, pour le moins, qu'il n'a pas été nuisible : sinon, l'espèce se serait tout bonnement éteinte.

Mais ceci n'est jamais que *vaticinatio post eventum.* Tel un moulin à prières tibétain, la Théorie de la Sélection ressasse inlassablement : « Tout est utile ». Mais que s'est-il réellement passé? Quelles voies a réellement suivi l'évolution? Le sélectionnisme demeure muet devant ces questions : car, fille du « hasard », l'évolution n'obéit à aucune « loi ».

Mais est-ce bien vrai?

IV. ÉVOLUTION II : LE HASARD ET LA LOI

L'évolution est-elle un mécanisme purement accidentel, dépendant exclusivement de facteurs extérieurs? Est-elle, en d'autres termes, le produit de mutations fortuites et des conditions du milieu, également fortuites, aboutissant à la sélection naturelle et la survivance des mieux adaptées? Ou, au contraire, l'évolution est-elle déterminée, ou codéterminée, par des lois inscrites au sein des organismes eux-mêmes?

C'est là une question qui nous fait quitter le champ clos des querelles d'opinion, des interprétations et des hypothèses contradictoires — une question sur laquelle nous pouvons porter un jugement en nous référant à des données concrètes.

Il nous faut commencer par une remarque de principe : l'analyse mathématique nous apprend que la pression de la sélection a un poids très supérieur à celui de la pression de la mutation. Un avantage sélectif, positif ou négatif, fût-il faible, est beaucoup plus efficace qu'une mutation dirigée indépendamment de la sélection, même si la mutation en question apparaît fréquemment et affecte une proportion élevée de la population. Une « directivité » de l'évolution serait impossible si l'on entendait par là qu'elle agirait contre la sélection; et, dans la mesure où elle œuvrerait en dehors de la sélection, elle nécessiterait des périodes de durée exagérée.

De ce principe et du caractère « non dirigé » des mutations (v. p. 131), le sélectionnisme conclut que la direction de l'évolution est exclusivement déterminée par des facteurs externes. Mais c'est là une conclusion qui ne découle pas des prémisses. Si la sélection est une condition *nécessaire* de l'évolution, il ne s'ensuit pas qu'elle en soit la condition *suffisante*.

Un exemple emprunté à la physique nous aidera peut-être à voir clairement les choses. Le principe de l'entropie s'applique à tous les phénomènes (macro) physi-

ques. Il indique un état limite — hormis le cas exceptionnel de l'agitation thermique des molécules dans des espaces extrêmement petits — en vertu duquel tout processus physique se solde nécessairement par l'accroissement d'une quantité appelée « entropie ». Toutefois, le principe de l'entropie ne définit que l'orientation globale des événements. De nombreux processus sont en général thermodynamiquement « permis ». Mais, à lui seul, ce principe ne nous enseigne pas si quelque chose a lieu et, dans le cas où quelque chose a effectivement lieu, il ne nous apprend pas ce qui se passe réellement. Il nous faut, pour en être instruits, tenir compte des conditions spécifiques du système. Le principe de l'entropie ne nous dit pas si une oxydation thermodynamiquement possible, par exemple, intervient, ni pourquoi l'alun cristallise en octahèdres alors que le spath d'Islande cristallise en rhomboèdres, bien que l'oxydation et la cristallisation obéissent toutes deux à l'entropie. Pour le savoir, il nous est nécessaire de connaître la nature des substances entrant en combinaison, leurs taux de réaction, les forces de réseaux des différents types de molécules et autres données du même ordre.

Le principe de la sélection définit pareillement un état limite, qui — sauf en certains cas exceptionnels d'où la pression sélective est absente — stipule que dans tout processus évolutif, il y a accroissement de l' « avantage » pour l'organisme en jeu. Mais ce principe à lui seul ne nous permet ni de savoir si quelque chose se produit dans tel cas particulier, ni ce qui se produit réellement. Il est possible que rien ne se passe : ainsi, le moineau accidentellement introduit en Amérique n'a pas engendré de race nouvelle; ainsi, un Brachiopode, *Lingula*, est resté stationnaire pendant des centaines de millions d'années. D'autre part, le même résultat — à savoir la survivance dans la lutte pour l'existence — peut encore être atteint par des voies tout à fait différentes. La thermodynamique et le principe de la sélection sont les conséquences d'un mécanisme guidé par le hasard.

L'affirmation des biologistes qui prétendent que l'on a tout dit lorsqu'on a parlé du hasard fait penser à l' « énergétisme » d'Ostwald, aujourd'hui tombé en désuétude, pour lequel toute la physique était contenue dans les principes de l'énergie.

Si, à présent, nous examinons les mutations chez Drosophila, par exemple, nous avons l'impression de nous trouver en face d'une multitude de variations désordonnées. Qui plus est, spontanées ou provoquées par un stimulant extérieur, elles sont « accidentelles », c'est-à-dire qu'elles ne manifestent aucun caractère adaptatif. Ainsi, les mutations qui apparaissent à des températures élevées ne représentent absolument pas des adaptations à la chaleur : il y a simplement augmentation de la fréquence des mutations que l'on constate dans des conditions normales. Cependant, leur profusion, le fait qu'elles ne présentent pas d'adaptabilité vis-à-vis des influences externes et qu'elles ne sont pas dirigées en fonction de celles-ci ne signifient pas nécessairement que ce soient de purs accidents; on inclinerait plutôt à penser que mutations et changements évolutionnaires possèdent un nombre élevé, mais non infini, de degrés de liberté.

Evidemment, la mutation est limitée : en premier lieu par la nature des gènes présents et leur marge de variance. Pour présenter les choses de façon schématique, disons qu'une mutation n'aboutira jamais chez un vertébré à la formation d'un revêtement chitineux semblable à celui des insectes : un tel développement est étranger au plan anatomique et physiologique des vertébrés. La même observation est valable en ce qui concerne des détails plus subtils : le vert est, par exemple, assez peu répandu chez les papillons, bien qu'il soit commun au stade chenille et constitue en outre une excellente coloration protectrice; et, malgré des siècles d'efforts, les horticulteurs n'ont jamais pu obtenir des roses bleues ou des tulipes noires.

L'étude de la nature du gène et de la mutation conduit à une conclusion analogue. Puisque le gène est une unité structurale physico-chimique dont la nature est celle

d'une grosse molécule protéique, et puisque la mutation représente un nouvel état de stabilité atteint par isomérisation, par modification des chaînes latérales ou selon d'autres modalités du même genre, une variation est assurément susceptible d'emprunter des voies multiples mais le nombre de ces voies n'est pas infini, de même qu'un certain nombre d'états quantiques seulement sont susceptibles d'être adoptés par un atome. Dans les deux cas, le changement se fait par bonds parce qu'il a pour base une quantification; c'est également une quantification qui est responsable de la stabilité et de l'organisation du système. Un atome, exposé au bombardement incessant des particules environnantes en état d'agitation thermique, ne peut absorber l'énergie dégagée lorsque celle-ci tombe au-dessous d'une certaine valeur minimale; l'énergie doit accomplir un saut quantique complet pour induire un changement dans l'atome. C'est là ce qui permet à un atome de rester immuable pendant un temps indéfini. De même, le caractère « quantifié » des mutations est la raison : premièrement, de leur discontinuité; deuxièmement, de la grande stabilité du gène et de la rareté relative des mutations; et, troisièmement — conséquence de ce que seuls sont « permis » un certain nombre d'états stables — du fait que la gamme des mutations possibles n'est pas infinie.

Un problème important se pose alors. La théorie de l'évolution, s'appuyant sur une somme énorme de preuves concrètes, stipule que les règnes animal et végétal ont progressé au cours des temps géologiques à partir de formes simples et rudimentaires vers des formes de complexité et d'organisation croissantes. La génétique expérimentale nous conduit à tenir pour un fait acquis que cette démarche a eu lieu par voie de mutations graduelles. Pourtant, nous ne trouvons, ni dans la biosphère actuelle, ni dans celle des époques géologiques révolues, d'indices de transitions graduelles d'une espèce à l'autre. Ce sont en fait des espèces distinctes et bien définies qui s'offrent à nous. La présence même à l'intérieur d'une espèce d'un nombre plus ou moins grand de mutations,

de races, de sous-espèces, etc., ne change rien au fait essentiel que les stades intermédiaires que nous devrions découvrir s'il y avait transition graduelle, demeurent introuvables. Le monde des organismes, que ceux-ci soient vivants ou éteints, représente un *discontinuum* et non pas un *continuum*.

On peut présumer que la discontinuité des espèces est due au fait que certaines conditions de stabilité sont nécessaires à l'existence, non seulement des gènes individuels, mais aussi des génomes. Le passage d'un état à l'autre se fait, en ce qui concerne les premiers, de façon discontinue et c'est pourquoi les mutations ont lieu par sauts brusques. Il est possible de définir par l'image suivante les conditions de stabilité auxquelles doit répondre le génome : une « espèce » représenterait l'établissement d'une « balance génique » exactement stabilisée — c'est-à-dire une parfaite adaptation des gènes entre eux, garante d'un développement régulier et harmonieux. Sauf bouleversements d'origine externe, la stabilité de l'espèce est théoriquement assurée pendant un nombre illimité de générations. L'apparition d'une mutation a sens d'une perturbation apportée à cette ordonnance : dans la majorité des cas, les mutations auront donc des conséquences néfastes, voire létales, ceci avant même qu'intervienne le jeu de la sélection. Mais un gène ne limite pas ses effets aux seuls caractères relevant de sa compétence : il agit comme un facteur modificateur dont l'influence s'exerce de façon plus ou moins accusée sur le reste du génome (v. p. 107). Les espèces diffèrent toujours entre elles par un grand nombre de gènes. Plus il y a eu de mutations, cependant, et plus une altération de la balance génique risque de se produire, même si ces mutations ont été en elles-mêmes favorables. Il s'ensuit qu'une forme représentant un passage entre une espèce et une autre sera en état d'instabilité et se trouvera particulièrement vulnérable en face de la sélection. Cette étape doit donc être rapidement franchie : disons, pour user d'une formulation statistique, que ces stades transitoires seront relativement rares. Finalement, si elle n'a pas entre-temps

disparu, la forme évoluante trouvera une nouvelle balance génique et pourra derechef se maintenir longtemps dans cet état d'équilibre. C'est précisément cela que nous rencontrons dans la nature : nous y trouvons des espèces en général bien définies, avec leurs mutations, mais sans formes intercalaires, et seulement à titre exceptionnel des *formenkreise*, c'est-à-dire des groupes de sous-espèces transitoires qui paraissent être justement en voie de spéciation.

Un raisonnement semblable peut probablement rendre compte de l'origine des grands types d'organisation. On a noté plus haut (v. pp. 119 et sq.) qu'il est impossible de tracer une frontière franche entre la micro et la macro-évolution. Si, néanmoins, on présuppose que le passage d'un type à un autre est un processus évolutionnaire continu, on devrait s'attendre qu'il exige de longues périodes pour se réaliser et qu'il y ait en conséquence de nombreux stades intermédiaires.

Or, nous ne constatons rien de tel : au contraire, au carrefour décisif où s'embranche un type inédit, c'est fréquemment à un X énigmatique que nous nous heurtons. Et si, d'aventure, nous connaissons certaines formes intermédiaires, comme *Archeopterix* qui constitue le maillon entre le reptile et l'oiseau, *Peripatus* qui relie les Annélidés aux Trachéatés ou la série des Thériodontes de la région du Karou en Afrique du Sud, elles sont clairsemées ou limitées à des formations de très courte durée. Ainsi, *Archeopterix* n'est représenté que par deux spécimens alors que les schistes de Solenhofen contiennent des milliers et des milliers de fossiles reptiliens.

Pour ces raisons, Schindewolf, de concert avec d'autres paléontologues, soutient que l'évolution est un processus, non pas continu, mais cyclique : à la première phase, donnant les principaux groupes, succède une phase plus lente au cours de laquelle chaque groupe procède à une spéciation et à une adaptation progressives en fonction des particularités de l'habitat; enfin, c'est la dernière phase, celle du déclin, marquée pourrait-on dire

par un pullulement démentiel de formes et qui s'achève par l'extinction de l'espèce. Schindewolf a sans doute raison de souligner que la méthode à laquelle on a habituellement recours afin de démontrer que la durée des temps géologiques est suffisante pour qu'une transformation sans solution de continuité ait pu intervenir à coups de petites mutations et par le jeu de la sélection, est entachée d'erreur : on ne considère dans cette perspective que la phase initiale et la phase terminale du processus en tenant pour acquis que des transformations *graduelles et uniformément* distribuées ont pris place tout au long des périodes intermédiaires. Mais en réalité, la prolifération des formes est un phénomène brutal.

Lorsqu'une espèce nouvelle apparaît dans une série, au lieu d'amorcer graduellement le passage vers celle qui lui succédera, elle demeure stable pendant des milliers d'années avant d'engendrer l'espèce qui la relèvera. De même, en ce qui concerne les types, les grandes classes sont présentes dès l'origine. Les principales classes d'angiospermes existaient par exemple dès le Crétacé inférieur; il en est allé de même des ordres majeurs chez les Placentaires — insectivores, rongeurs, carnivores, ongulés et primates — au début du Tertiaire. Pendant les longues périodes qui ont suivi leur apparition, seules des modifications mineures ont été apportées à ces types primordiaux. Ce phénomène constitue l'une des bases de la théorie schindewolfienne de la protérogénèse, selon laquelle les types nouveaux procèdent de transformations ontogénétiques précoces et soudaines, doctrine qui rejoint la théorie des monstres heureux de Goldschmidt (v. p. 113).

Or, si l'on admet le bien-fondé de la thèse des cycles ci-dessus, ni le postulat d'un abîme quelque peu arbitraire séparant la micro-évolution de la macro-évolution, ni celui du caractère singulier des « macro-mutations » hypothétiques ne sont nécessaires. Le nombre relativement faible des types fondamentaux d'organisation des règnes animal et végétal est la preuve que les grandes transformations évolutionnaires ont pour base des

changements génétiques relativement rares et profonds, ce qui, pourtant, n'implique pas, comme le signale également Schindewolf, que ces remaniements soient fondamentalement différents des mutations connues. La surrection soudaine des types et l'absence d'intermédiaires entre eux peuvent encore s'expliquer si l'on admet que les transitions entre les types, de même que les transitions entre les espèces, ont constitué des états instables et, par conséquent, de courte durée.

Relativement à la question des conditions de stabilité, lesquelles s'appliquent aussi bien à la préservation des espèces et des types qu'au passage d'une forme à l'autre, nous avons fait appel à ce qu'on pourrait nommer une « Statique » de l'évolution. Nous sommes actuellement incapables d'apporter sur ce point autre chose qu'un début de réponse. L'autre grand groupe de problèmes est une « Dynamique de l'évolution » — nous entendons par là l'ensemble des lois qui président aux transformations évolutionnaires — et les premiers pas en ce domaine sont prometteurs.

Toute loi naturelle sous-entend un système de références : si nous voulons déterminer les lois de l'évolution, il nous faut chercher de telles récurrences. Nous les trouverons dans le fait que des changements parallèles se font jour dans de nombreux groupes d'organismes. Ces parallélismes sont susceptibles d'être classés en trois catégories, bien qu'il soit souvent malaisé, bien sûr, de les isoler. La première catégorie comprend les changements affectant des gènes homologues; la seconde les transformations parallèles dans les processus évolutifs (facteurs géniques ou de milieux différents engendrant des phénotypes semblables); enfin, dans la troisième catégorie, nous rangerons les parallélismes qui se manifestent à partir de données génétiques et évolutives dissemblables.

On peut prouver que de nombreux gènes, comme les mutations qu'entraînent leurs modifications, sont homologues. C'est ainsi que l'homologie présentée par d'importantes portions chromosomiques a été démontrée chez

diverses espèces de drosophiles; le phénomène est particulièrement concluant lorsque les gènes intéressés influent sur le développement par le truchement de gènes-hormones. Ainsi, la substance a^+, vecteur de la pigmentation chez la mite de la farine (*Ephestia*), est identique au corps v^+ qui confère à l'œil v (vermillon) de la drosophile la couleur rouge foncé du type sauvage. Comme les hormones proprement dites, les gènes-hormones ne sont pas un attribut caractéristique de l'espèce : les substances v^+ et a^+ sont deux gènes-hormones homologues, v (œil vermillon chez *Drosophila*) et a (absence de pigmentation chez la mite de la farine); et, vice versa, v^+ (œil du type sauvage chez *Drosophila*) et a^+ (type sauvage de la mite de la farine) sont respectivement des mutations et des gènes homologues.

Les mutations parallèles offrent un intérêt clinique considérable : certaines maladies héréditaires se retrouvent chez l'homme et l'animal, qui, du fait qu'elles ont leur source dans des mutations parallèles, prêtent, en ce qui concerne le second, à l'analyse génétique. Il en découle une conséquence intéressante : des organismes taxonomiquement très différents (la mite de la farine et la mouche du vinaigre, le lapin et l'homme) possèdent certains gènes communs et présentent donc des mutations parallèles. D'un autre côté, il apparaît que c'est pour une large part le complexe génique, c'est-à-dire le bloc coordonné des gènes, beaucoup plus que les différences existant entre les gènes individuels, qui sont à la base des différences taxonomiques. En fait, nous voyons qu'une partie considérable des transformations évolutionnaires et de la variété des formes vivantes s'explique par des variations de proportions, variations qui, provenant de décalages dans la synchronisation des vitesses de croissance, portent donc sur des divergences affectant la coordination interne du complexe des gènes.

Des mutations parallèles dans des groupes plus ou moins étendus sont un phénomène assez fréquent. C'est ainsi que nous connaissons chez diverses espèces de blé des formes à barbes et des formes glabres, des formes à

épis pulvérulents et des formes à épis pulpeux, des formes estivales et des formes hivernales, etc. De même, le genre « seigle » reproduit les séries spécifiques qui se rencontrent à l'intérieur du genre « blé ».

Cette « loi des séries homologues » (Vaviloff) se répétant dans des groupes systématiques différents n'est pas sans signification pratique. Si telle mutation souhaitable, apparemment absente d'une culture donnée, existe chez des espèces ou des genres voisins, on peut selon toute probabilité espérer qu'une investigation plus poussée nous permettra de la découvrir ou qu'elle pourra être artificiellement induite par irradiation.

Une seconde catégorie de parallélismes est celle des mutations phénotypiquement correspondantes dues à des gènes non-homologues. C'est par exemple le cas de l'albinisme qui se manifeste chez des espèces extrêmement variées : le lapin, la souris, le chat, l'homme, etc. Une forme albinos est le produit, tantôt d'une mutation de gènes homologues, tantôt d'une mutation de gènes non-homologues, car c'est toujours l'absence de l'un des facteurs (souvent nombreux) nécessaires à la pigmentation qui provoque l'albinisme. Ce phénomène indique clairement que, comme il a été dit plus haut (v. p. 109), les gènes affectent des processus physiologiques compliqués qui élaborent l'organisme parfait à partir du génome. Divers facteurs peuvent influer sur ces processus de façon identique et des variations phénotypiquement analogues peuvent être des mutations héréditaires dues à des gènes mutants différents, voire des phénocopies non-héréditaires dont les facteurs propres au milieu sont responsables.

Il est malaisé de déterminer dans chaque cas particulier si un parallélisme donné appartient à la première ou à la seconde catégorie, c'est-à-dire s'il a sa source dans une homologie génique ou une déviation parallèle des processus du développement sans homologie génétique. Quoi qu'il en soit, les parallélismes se rencontrent dans presque toutes les sphères de la botanique, de la zoologie, de l'anthropologie, de la paléontologie et de la zoo-géo-

graphie, bien qu'aucune analyse d'ensemble rendant compte du phénomène ne semble exister encore. L'élevage et la domestication des espèces sont à cet égard riches en enseignements. On constate chez les espèces les plus différentes des variations parallèles de la livrée : albinisme, mélanisme, bigarrures, zébrures, poil frisé, etc.; du crâne type « bouledogue » ou du crâne dolichocéphale; des membres *dashund* et d'autres variations encore que nous pouvons, selon toute probabilité, attribuer en partie à des mutations de gènes homologues et qui révèlent un patrimoine commun à des espèces taxonomiquement très éloignées. Chez l'homme, certaines mutations, telles que le facteur « cheveux crépus » et le nanisme des diverses races de pygmées, ont probablement apparu à plusieurs reprises à l'intérieur des principales races, indépendamment les unes des autres dans l'espace et dans le temps. Même chose en ce qui concerne les types de constitution humaine qui se retrouvent dans toutes les races et auxquels on peut même comparer les types constitutifs des animaux domestiques. Enfin, les séries paléontologiques parallèles sont très fréquentes : on les constate dans différents groupes indépendants d'ammonites, de titanothères, et cætera. Les courants évolutionnaires (chez les titanothères, par exemple) sont régis par une loi quantitative, la loi d'allométrie (v. p. 184). De même en zoo-géographie, les Lois dites Géographiques, comme le principe de Bergmann selon lequel les animaux atteignent une plus grande taille dans les régions froides que dans les régions chaudes, la règle d'Allen selon laquelle il y a réduction des parties distales des animaux des pays froids (membres, queue, oreilles) et celle de Gloger selon laquelle la pigmentation mélanique est en fonction inverse de la température et de l'aridité, se fondent, au moins en partie, sur l'évolution parallèle.

Des parallélismes peuvent enfin surgir dans des conditions génétiques, aussi bien que de milieu, très différentes. Ainsi est-il hautement probable que le mimétisme s'explique partiellement par un phénomène

d'homologie génique. Toutefois, chez certains papillons, des pigments qui n'ont aucune parenté chimique avec ceux qui déterminent la parure du modèle produisent une copie parfaite de celui-ci. Il y a ici ressemblance en dépit d'une structure génétique différente : c'est sans doute du jeu de la sélection que cette ressemblance dérive.

Parmi les parallélismes qu'on ne peut attribuer ni à des gènes ni à un développement en correspondance, on trouve tout d'abord ceux que nous pourrions qualifier d'écologiques. Dans cette catégorie entrent les analogies selon la définition classique, c'est-à-dire des organes identiques du point de vue de leur fonction mais dont la situation par rapport au *bauplan* et l'origine phylogénétique sont différentes : ailes des oiseaux et des insectes, membranes fœtales des mammifères, des insectes et d'autres animaux. Il est préférable de réserver le terme de « convergences » aux formations parallèles qui ont surgi de façon indépendante à l'intérieur de différents groupes d'origine phylogénétique commune, en tant qu'adaptations à des conditions de milieu identiques. Autrement dit, nous appellerons « convergents » des organes ou des structures homologues qui, ayant ultérieurement évolué dans des directions différentes, ont fini par devenir analogues. Nous en trouverons un exemple dans le profil fusiforme et la nageoire qui représentent des adaptations à la vie aquatique, primaires chez les poissons, mais secondaires chez les ichtyosauriens et les cétacés qui ont eu des ancêtres terrestres et sont ensuite retournés à la mer. Les types adaptatifs semblables des marsupiaux et des mammifères placentaires, la tige charnue des plantes du désert qu'on retrouve chez différentes familles de cactées, les *Euphorbiacées* et les *Asclépiadacées*, illustrent également le phénomène de la convergence. Ces parallélismes écologiques s'intègrent facilement au schéma classique de l'adaptation et admettent les agents évolutionnaires dont celle-ci relève.

Cependant, des principes évolutionnaires interdisent sans doute à l'évolution de bien des organes de s'engager

dans certaines directions. L'exemple le plus fameux est celui de l'œil à cristallin dont le mécanisme est celui de l'objectif photographique et qui se rencontre sous des formes très semblables chez le pétoncle, la sèche et les vertébrés. Ce sont là des formes phylogénétiquement très dissemblables dont l'œil se constitue selon une ontogénie différente. Celui de l'invertébré est un dérivé épidermique alors que celui du vertébré est une formation d'origine cérébrale. Pourtant, une fois amorcée l'évolution phylogénétique d'un œil complexe, la nature n'a apparemment pas le choix et il lui faut successivement passer par le stade de l'ocelle oculaire, du pédoncule et de l'œil à cristallin : et nous retrouvons donc toutes ces étapes dans les classes les plus divergentes.

La même remarque s'applique aux principes fondamentaux de l'organisation : c'est ainsi qu'on constate une évolution parallèle de la cavité secondaire (cœlome), du métamérisme, du système circulatoire dans les *phyla* des *Protérostomiés* et des *Deutérostomiés*, chez les annélidés et les chordés, bien que ce soit pourtant là des *phyla* antithétiques dans leur *bauplan*, leur phylogénie et leur ontogénie.

Il en va encore ainsi des caractères physiologiques : par exemple, il n'existe dans le monde animal qu'un nombre limité de pigments respiratoires, essentiellement l'hémoglobine, la chlorocruorine, l'hémérythrine et l'hémocyanine, et ces pigments ont émergé indépendamment dans des groupes variés : vertébrés, escargots corne-de-bélier (*Planorbis*), vers rouges (larves du moucheron *Chironomus*). Le nombre des protéines possible a été estimé à $10^{2.700}$ alors que le nombre total des électrons dans l'univers est évalué à 10^{79}. Mais, bien que la formation de pigments respiratoires se soit réalisée maintes et maintes fois (probablement sous l'action d'enzymes oxydants, communs à tous les organismes vivants), elle n'a pu prendre qu'un nombre restreint de voies.

Les variations dont les organismes sont l'objet dans le cours de l'évolution ne paraissent donc pas absolument

fortuites et accidentelles; il faut admettre qu'elles sont limitées : primo, par les possibilités de variance des gènes individuels; secundo, par celles du développement — c'est-à-dire de l'action du système génique comme tout; tertio, par des lois générales d'organisation.

Ces facteurs semblent responsables du fait que l'évolution donne souvent l'impression d'être une « orthogénèse », c'est-à-dire un progrès en certaines directions. Comme il a déjà été dit, l'analyse mathématique indique que la pression sélective a des effets beaucoup plus accusés que la pression de mutation sur le taux de la fréquence mutatoire.

Ainsi l'orthogénèse, en tant que tendance directrice des processus évolutionnaires contrariant le mécanisme de la sélection, sera un phénomène rarissime, sinon purement et simplement inexistant. Pourtant il y a orthogénèse si l'on entend par là que l'évolution n'est pas déterminée seulement par des facteurs accidentels du milieu et la concurrence vitale, mais qu'elle est également due à des facteurs internes. Les « impasses de l'évolution » — c'est-à-dire une évolution qui s'engage dans une direction défavorable — se présentent, apparemment, lorsque la sélection atteint une phase de stagnation : par exemple, quand un groupe a conquis la domination absolue. Alors peuvent naître ces « formations superfétatoires » qui sont en général le signe avant-coureur de l'extinction imminente. On trouve pareilles formations chez les reptiles géants et les ammonites de la fin du Mésozoïque aussi bien que chez les titanothères (v. p. 124), les mégacéros, etc. Il y a là des conditions semblables à celles apportées par la domestication qui préserve dans les espèces protégées une multitude de formes partiellement monstrueuses qui, dans l'état de nature, entraîneraient rapidement l'élimination de l'espèce. Il nous suffit de songer à l'ample diversité des chiens et des pigeons domestiques, aux innombrables races albinos, aux souris valseuses victimes d'une malformation héréditaire de l'oreille interne; des « phénomènes de domestication » comme le type bouledogue, la carie dentaire et autres

tares ont, de même, affecté vers la fin de la période glaciaire l'ours des cavernes. Chez l'homme, enfin, les mêmes principes conduisent à un accroissement et à une extension des variations (telles que la myopie, la mauvaise dentition, des prédispositions héréditaires aux maladies) qui auraient vite été éliminées à l'état sauvage mais qui ne menacent plus la survivance des civilisés.

En ce sens, l'orthogénèse peut aboutir à des résultats favorables : tel fut, par exemple, le cas de l'augmentation du volume du cerveau dans la série évolutionnaire des mammifères. Mais elle peut aussi déboucher dans des culs-de-sac comme nous l'avons vu dans les exemples cités plus haut. Un « principe d'utilisation » opère apparemment dans le cadre de l'évolution orthogénétique. Si l'orthogénèse n'est pas causée par l'adaptation progressive, des tendances orthogénétiques peuvent néanmoins créer en définitive les conditions permettant la réalisation de formes nouvelles et supérieures. Ainsi, on constate chez plusieurs espèces de singes des degrés différents de céphalisation représentant, selon Dubois, un doublement du volume cérébral lorsqu'on passe d'un groupe à celui qui lui est immédiatement supérieur : pourtant, il n'y a, ni dans l'habitat, ni dans le comportement de ces espèces de nuances appréciables. De même, en ce qui concerne l'homme, le primitif et le civilisé ont le même indice de céphalisation mais ce haut développement cérébral n'est sûrement pas utilisé de façon totale par le premier — il ne l'est peut-être même pas non plus par l'actuel civilisé.

Tout en rendant pleinement hommage à la théorie moderne de la sélection, il n'en demeure pas moins que nous en arrivons à une conception fondamentalement divergente de la notion classique de l'évolution. Celle-ci ne nous apparaît plus comme une série d'accidents, déterminés par les changements apportés au milieu au cours de l'histoire de la terre et par la concurrence vitale résultante, et qui ont mené à une sélection opérant sur un chaos de mutations. Elle n'est certainement pas non plus l'œuvre de facteurs mystérieux : tendance au per-

fectionnement, à la finalité ou l'adaptation. Elle nous semble plutôt être un processus fondamentalement co-déterminé par des lois organiques susceptibles d'une formulation exacte dans les cas appropriés. Inutile de vouloir sonder la nature ultime des facteurs évolutionnaires. Est-ce parce que les mutations qui ont eu lieu ont suivi certaines directions privilégiées ou tout simplement parce que l' « ortho-sélection » a favorisé certains courants évolutionnaires que l'évolution s'est pliée à des lois précises? Les « macromutations » apparues dans la phylogénie étaient-elles, ou non, essentiellement différentes des mutations que nous connaissons par expérimentation?

Nous ne saurions trancher ces questions car il n'est pas en notre pouvoir de reproduire l'évolution, et ce sont là, en définitive, des points d'importance secondaire. Ce qui compte véritablement, c'est que l'évolution n'est pas le fruit du hasard; qu'elle est gouvernée par des lois définies dont la découverte constitue, croyons-nous, l'une des tâches capitales assignées à la théorie évolutionniste de demain [1].

---

1. Ce livre était achevé quand l'auteur eut connaissance de l'excellent travail de B. Rensch (1947). La question centrale que soulève Rensch est la suivante : les facteurs que l'on sait être à la base de la spéciation (mutation, sélection, fluctuation des populations, isolement) suffisent-ils pour expliquer la macro-évolution (évolution trans-spécifique selon la terminologie de Rensch)? Ou, pour rendre compte de cette dernière, doit-on faire intervenir des forces évolutionnaires autonomes et spécifiques? Rensch s'affirme partisan de la première hypothèse. Cependant, ni l'organisation physique de l'animal, ni les transformations du milieu ne laissent de place à des variations évolutionnaires totalement accidentelles; il existe des conditions limites qui, dans de nombreux cas, agissent comme « contraintes évolutionnaires ». L'ouvrage de Rensch représente probablement la première tentative d'intégration des lois de la macro-évolution. L'auteur est heureux de constater cette harmonie avec ses propres opinions telles qu'elles sont principalement énoncées dans sa *Theoretische Biologie*, Vol. II (1942, 1951) et conseille de façon pressante au lecteur de consulter le livre de Rensch.

V. ÉVOLUTION III : INTERMÈDE EXTRA-SCIENTIFIQUE

Le premier darwiniste qui invoqua le hasard pour expliquer l' « adaptabilité » organique fut le philosophe pré-socratique Empédocle. La vie, lit-on dans un fragment célèbre, a jailli de la terre humide sous l'influence du feu; tout d'abord, des têtes isolées, des yeux, des membres épars formèrent en s'unissant des créatures monstrueuses munies de mains surnuméraires, des vaches à tête humaine, des hommes à mufle de taureau; puis des êtres aptes à la survie apparurent à leur tour, et ce de façon tout aussi accidentelle : ce furent les ancêtres des plantes et des animaux actuels.

Il est bien connu que la doctrine darwinienne fut l'application aux sciences biologiques des principes des économistes anglais de l'époque; la thèse de Malthus suivant laquelle les êtres vivants se multiplient plus rapidement que ne s'accroît la masse des réserves alimentaires disponibles eut une importance prépondérante dans l'orientation des travaux de Darwin. Cette façon d'envisager les phénomènes biologiques en termes de « profit » et de « concurrence » correspondait également aux préceptes de l'école de Manchester. Ces conceptions générales elles-mêmes sont à la racine de l'hostilité passionnelle que suscita le « Darwinisme » : d'un côté, c'est la dénonciation du paradoxe spirituellement formulé par Ludwig : « l'évolution qui, du vermisseau ancestral a abouti à Gœthe et à Beethoven, apparaît comme le produit d'accidents heureux survenus à des gènes individuels »; de l'autre, c'est le ressentiment dont Nietzsche poursuivait cette « philosophie de colporteur » exhalant l' « odeur de pauvreté » des masses en lutte pour leur existence de brutes.

On retrouve dans l'évolutionnisme le dilemme présent dans tous les domaines de la biologie : d'une part, une interprétation mécanistique considérant que la vie n'est

qu'un spectacle stupide et fortuit — seule cette position offrant une base à une théorie vraiment scientifique; d'autre part, la négation de cette conception avec comme seul parti apparemment possible le recours à des agents scientifiquement invérifiables et mythiques. Ici comme ailleurs, la synthèse réside dans la loi organismique.

A qui la considère sans préjugé ni parti pris, la nature, loin de faire penser à un sordide mercanti, évoque plutôt un artiste fantasque qui improvise avec une exubérante fantaisie et détruit son œuvre avec une ironie toute romantique. Les principes de l' « économie », de l' « aptitude » ne sont valables que dans un sens pickwickien. Ici, la nature fait preuve de ladrerie dans son obstination à supprimer, disons, un organe rudimentaire et insignifiant, petite économie conférant à l'organisme, ainsi que le soutient la théorie de la sélection, un avantage qui se révélera décisif dans la lutte pour la vie. Ailleurs, elle se montre prodigue de couleurs, de formes, de créations somptuaires, à notre connaissance totalement superflues. Il n'est que de penser à l'art exquis qui préside à la décoration de l'aile du papillon : ces ornements n'ont rien à voir avec la fonction assignée à l'aile et ne peuvent même pas être appréciés de leurs porteurs à l'optique imparfaite.

Cette prolixité, cette ivresse créatrice semblent s'exprimer aussi bien à travers la multiplicité « horizontale » des formes à un même niveau d'organisation (v. p. 122) que dans le perfectionnement « vertical » de l'organisation qui peut à la rigueur être tenu pour « utile » (v. p. 127). Des considérations de cet ordre nous l'avons déjà dit, ne réfutent pas le sélectionnisme. Toutefois, en ce qui concerne deux points, nous restons sur notre faim.

Scientifiquement parlant, nous ne saurions nous satisfaire de la maigre réponse : tous ces faits sont possibles dans le cadre des facteurs de l'évolution connus; ces formes, ces types d'organisation ont, d'une façon ou d'une autre, été engendrés par la sélection des caractères utiles ou survivent parce qu'ils n'étaient pas nocifs. Nous

souhaiterions plutôt connaître la « loi secrète » à laquelle « le chœur fait allusion ».

Hommes de notre temps, nous inclinons par ailleurs à voir dans l'utilitarisme une sorte de fossile vivant semblable au tatuara de la Nouvelle-Zélande, une relique de la philosophie de la bourgeoisie victorienne : l'utilitarisme n'est que la projection de la situation sociologique du XIXe siècle et du début du XXe sur deux milliards d'années de l'histoire de la terre. Le « progrès » est « utile » : donc l' « utilité » est « cause du progrès ». Une dernière « grande époque » a converti cette idée, sans en modifier en réalité le contenu, en la notion de la lutte comme matrice de toutes choses.

Pour nous, le parallélisme sociologique sur lequel repose le Darwinisme n'est pas plus convaincant. De cette déduction, la majeure est banale ou frivole, la mineure certainement fausse. Le progrès scientifique et technologique de l'humanité n'est sûrement pas né du besoin d'améliorer l'adaptation : il y a d'abord eu la théorie de la chaleur, puis, en vertu du « principe d'utilisation », la machine à vapeur; il y a d'abord eu Hertz manipulant les ondes électro-magnétiques, puis la radio et le radar. Pour la première fois, peut-être, au cours de la seconde guerre mondiale, un besoin, celui de la bombe atomique (« Recherches Appliquées »), déclencha un progrès rapide de la physique nucléaire et, par conséquent, de la « Recherche Pure »; on peut élever de sérieux doutes quant aux bénéfices apportés à l'humanité par ce progrès-là! Le progrès scientifique et technologique, signe distinctif de notre culture — la nôtre exclusivement : ni celle des Anciens, ni celle de l'Inde, ni celle de la Chine —, est l'expression d'une dynamique inhérente à la civilisation et qui est probablement sa fatalité. Il poursuit sa marche sans but et nous entraîne, non parce qu'il profite aux individus, aux nations ou à l'espèce humaine, mais « en vertu de la loi qui l'a mis en branle », comme dit Gœthe.

Ainsi l'évolution semble-t-elle être plus que le simple fruit d'un hasard gouverné par le profit. Elle est comme

la corne d'abondance de l'évolution créatrice, un drame débordant de tensions, de dynamisme, de complications tragiques. Péniblement, la vie déploie sa spirale vers des niveaux toujours plus élevés. Mais il lui faut payer pour chaque pas accompli. Elle passe de l'unicellulaire au pluri-cellulaire, et en même temps fait pénétrer la mort sur terre. Elle atteint des niveaux de différenciation et de centralisation supérieurs, mais en échange elle perd sa faculté de régulation post-traumatique. Elle invente un système nerveux d'une haute complexité et, avec lui, la douleur. Aux parties primitives de ce système nerveux, elle adjoint un cerveau engendrant la conscience qui, par le truchement d'un univers de symboles, permet de prévoir et de diriger l'avenir : mais cette conscience naît à l'angoisse de l'avenir, inconnue à la brute. Finalement, elle devra peut-être payer ce progrès de sa propre destruction. La signification d'un tel jeu nous échappe, à moins qu'il ne soit ce que les mystiques ont appelé l'éveil de Dieu à la conscience de Lui-même.

Cependant, du point de vue de la science, l'histoire de la vie n'est pas la conséquence d'une accumulation de changements fortuits : elle est assujettie à des lois. Ce qui n'implique pas de mystérieux facteurs dirigeants qui tendraient de façon tout anthropomorphe à réaliser une adaptation, une aptitude ou une perfection progressives. Au contraire : nous connaissons d'ores et déjà quelque chose des principes à l'œuvre et nous pouvons espérer les mieux connaître demain. La nature est un artiste créateur; mais l'art n'est ni accident ni arbitraire : il est accomplissement de grandes lois.

VI. LE CARACTÈRE HISTORIQUE DE LA VIE

Les organismes ont trois attributs distinctifs principaux : ils possèdent une organisation, ils sont le siège d'un flux dynamique de processus et ils ont une histoire. Nous l'avons noté plus tôt, la « vie » ne se définit, ni comme une force, ni comme une forme d'énergie inhé-

rente aux corps naturels ou susceptible de leur être appliquée, ainsi qu'il en va de l'électricité, de la gravitation, de la chaleur, etc. C'est au contraire une propriété exclusive des systèmes dotés d'une organisation spécifique. Le flux continu et l'agencement des processus constituent un autre trait caractéristique de la vie. Tout organisme, enfin, est issu d'organismes de même espèce et porte en lui la trace du passé, non seulement de son propre passé, mais aussi du passé historique des générations qui l'ont précédé. Nous essayerons plus loin de définir l'organisme vivant en fonction de ces critères fondamentaux comme un « ordre hiérarchisé de systèmes en état stationnaire ». Cette définition omet cependant un caractère capital dont on ne peut dire grand-chose de façon exacte mais qu'il importe de ne pas perdre entièrement de vue.

Les événements ayant les systèmes physiques pour théâtre sont en général déterminés à chaque instant par les conditions actuelles du moment. Comment un corps parvient à occuper telle position au cours de sa chute, de quelle façon ont été produits les composés entrant en combinaison dans une réaction chimique, ce sont là des questions qui n'ont aucun sens physique. Le passé est pour ainsi dire effacé dans les systèmes physiques.

Les organismes se présentent, au contraire, comme des êtres historiques. Par exemple, le fait que des ouïes apparaissent à une certaine étape du développement de l'embryon humain est l'indice que les mammifères ont évolué lors des temps géologiques à partir de créatures aquatiques. On constate pareille « historicité » dans le fonctionnement organique : la réaction d'un animal ou d'un être humain dépend des stimuli auxquels l'organisme a été soumis dans le passé et des réactions par lesquelles il y a répondu. Ce caractère a conduit à l'hypothèse de « la Mémoire comme Fonction Générale de la Matière Organique » proposée par Hering, aux théories mnémoniques de la vie de Semon, Bleuler et Rignano, et a permis de mettre en parallèle l'évolution et la mémoire des organismes individuels.

Il est vrai que certains systèmes physiques ne sont pas complètement affranchis du passé, ainsi que le prouvent les phénomènes d'hystérésis que l'on constate par exemple dans le magnétisme rémanent, l'élasticité et le comportement des colloïdes. Les colloïdes liquéfiés par la chaleur peuvent se solidifier à nouveau, mais leur point de fusion s'abaisse si les liquéfactions sont renouvelées : leur comportement dépend donc de leur histoire. Rashevsky (1938, 1948) a montré que l'hystérésis est due au fait que les systèmes à hystérèse ont plusieurs états d'équilibre, c'est-à-dire offrent une pluralité de conditions d'énergie libre minimale. En ce cas, l'environnement ne détermine pas de façon univoque l'état du système puisque celui-ci peut présenter des équilibres différents dans le même environnement. C'est l'histoire antérieure du système considéré qui détermine son état effectif. Rashevsky a analysé ces phénomènes, quelque peu négligés jusque-là par la physique théorique en raison de leur portée limitée sur les événements non-organiques, du double point de vue de la thermodynamique et de la cinétique et a étudié les processus d' « apprentissage » dans les systèmes physiques. Selon lui, les systèmes à équilibres multiples manifestent nombre de propriétés caractéristiques des réflexes conditionnels; de tels systèmes peuvent répondre conditionnellement aux changements *gestaltisés* spatiaux et temporels du milieu. Rashevsky et ses collaborateurs ont abouti à partir de ces considérations à une théorie détaillée des mécanismes cérébraux et du comportement.

Nous savons aussi exprimer mathématiquement la dépendance vis-à-vis du passé en utilisant des équations intégro-différentielles dont le terme intégré représente les modifications qu'a subies le système au cours de son histoire. Les principes de cette « physique de post-effet » ont été développés par Volterra (1931) et Donnan (1936-1937).

Cependant, cette théorie n'éclaircit pas la caractéristique historique fondamentale des organismes, à savoir que les *anlagen* s'accumulent au cours de la phylogénèse

et se révèlent progressivement pendant l'ontogénèse en vertu de la loi biogénétique de Haeckel qui, si elle demande à être rectifiée en ses détails, est juste en son principe. L'embryon humain est dépositaire d'un passé phylogénétique étalé sur les centaines de millions d'années durant lesquelles se sont succédé le protozoaire, le poisson, l'amphibien, puis le mammifère primitif, mais il parcourt maintenant ce cycle en neuf mois. On peut comparer ce double processus — l'accumulation phylogénétique des *anlagen* et leur restitution ontogénétique — à un disque de phonographe où les traces correspondant à la mélodie fixées pendant l'enregistrement, les « engrammes », sont à nouveau transformées en son quand on passe le disque. Toutefois, la génétique n'émet aucune hypothèse quant à la nature du disque, c'est-à-dire du « génome ».

La génétique et l'évolutionnisme expérimental s'intéressent exclusivement aux transformations que les mutations font subir aux gènes préexistants. Pourtant, il va de soi que l'évolution ne se borne pas à modifier des gènes déjà présents : elle en crée de nouveaux. Le nier reviendrait à soutenir un préformationnisme absurde posant en principe que les gènes que possède l'homme existaient déjà au complet chez l'amibe primordiale. Nous ne connaissons pratiquement rien de la création de gènes nouveaux, hormis certains faits de duplication — cas, par exemple, de la mutation *Bar* chez Drosophila (v. p. 108) — dont on ne peut guère tirer de conclusions de portée générale. Nous ne pouvons de même dire grand-chose du nombre absolu des gènes des divers organismes. Le nombre des chromosomes n'est en rapport direct, ni avec la position taxonomique, ni avec la situation phylogénétique des espèces. Ce genre de considérations numériques ne se justifie que si l'on envisage les gènes comme des unités séparables. Dans le cadre d'une conception unitaire des fondements de l'hérédité, on pourrait interpréter les changements phylogénétiques, non plus comme une addition de gènes nouveaux, mais comme l'accession du génome tout entier à un état nou-

veau, de la même façon que la mémoire psychologique peut s'interpréter comme une modification globale d'un « champ cérébral » et non comme un stockage de traces dans les neurones individuels (v. pp. 25 et sq.).

Une autre question se pose alors. En vertu de la seconde loi de la thermodynamique, les événements survenant dans l'univers (macro-)physique s'orientent de façon générale vers une diminution d'ordre et d'organisation (v. p. 215). L'évolution « de l'amibe à l'homme » semble au contraire aller vers un accroissement d'ordre. Il y a de longues années que l'auteur a signalé cette importante caractéristique (p. ex. 1932, p. 64) à laquelle Woltereck a donné le nom d' « anamorphose ». Dans les processus physiques, le hasard et la probabilité statistique opèrent dans le sens d'un nivellement des différences, ce qu'illustrent des faits conformes au principe de l'entropie comme la tendance à atteindre l'équilibre thermique et la dissipation de l'énergie, conséquences de l'agitation moléculaire désordonnée. En biologie, au contraire, le hasard agirait, selon la théorie sélectionniste, dans le sens d'une différenciation et d'une complexité croissantes.

Il est possible de faire entrer trois points en considération ici :

Premier point : la loi de l'entropie n'exclut pas le passage à un ordre supérieur. La cristallisation, par exemple, qui crée une organisation supérieure par rapport aux molécules, obéit, bien entendu, à l'entropie; elle est rendue possible par l'existence de vecteurs spatiaux — les valences ou les forces de réseaux présentes —, la loi de l'entropie stipulant simplement que l'énergie libre de l'ensemble du système (ici le cristal plus la solution) doit diminuer. Si des forces organisatrices, « forces de cristallisation d'ordre supérieur », pour ainsi dire, sont présentes dans les systèmes organiques, l'anamorphose n'entre pas en contradiction avec l'entropie.

En deuxième lieu, il est légitime de penser que les événements macrophysiques diffèrent profondément des événements microphysiques. Selon la seconde loi de la

thermodynamique, les premiers tendent à détruire l'ordre existant; mais dans les événements cosmiques ou intra-atomiques prennent place des processus conduisant à un ordre supérieur, ceci en vertu de lois quantiques. Ainsi, à l'intérieur des étoiles, au lieu de subir la dégradation radio-active, des éléments plus complexes se forment : il y a « anamorphose ». Peut-être devons-nous en dernière analyse considérer à son tour l'anamorphose biologique sous l'angle de la physique quantique, laquelle est probablement à l'origine des mutations (v. p. 219 et sq.).

Enfin, il est un troisième point d'une importance capitale et qui n'a été mis au jour que depuis peu : contrairement à ce qui est de règle générale dans les systèmes clos, une diminution d'entropie et, concurremment, des états d'hétérogénéité et de complexité accrues peuvent être atteints dans les systèmes ouverts (v. p. 171).

Un organisme constitue un tout spatial qui se manifeste à travers les interactions de ses éléments et processus partiels. Les processus organiques, de même qu'ils sont déterminés par la totalité spatiale du système (et non par des chaînes causales isolées), sont apparemment déterminés en outre par la totalité du complexe temporel (et pas seulement par les conditions du moment). En dernier ressort, il est possible que la totalité spatiale et l'historicité ne soient que des aspects différents d'une même totalité spatio-temporelle. Si l'on considère les choses d'un point de vue quadri-dimensionnel — la dimension-temps étant une quatrième coordonnée s'ajoutant aux coordonnées spatiales, et le monde est alors pour ainsi dire figé dans un « décor temporel » —, totalité spatiale et historicité ne seront plus que des facettes différentes de la même réalité. Le comportement d'un système vivant n'est déterminé, ni dans l'espace, ni dans le temps par une causalité unilatérale (ce qui signifierait que l'organisme représenterait une somme d'enchaînements causaux isolés dépendant des conditions du moment) mais par la trame spatio-temporelle tout entière.

Cette conception n'est pas sans présenter quelque ana-

logie avec certains postulats de la mécanique ondulatoire. Si nous pouvions réduire l'ensemble des processus organiques à une seule formule, celle-ci serait une équation intégro-différentielle qui définirait d'un seul coup l'ensemble spatio-temporel. Ce sont là des problèmes profonds sur lesquels nous reviendrons à propos de la physique théorique et de la Théorie Générale des Systèmes (v. pp. 260 et sq.).

Ces questions peuvent seulement être posées; nous ne possédons, en l'état actuel des choses, ni les bases factuelles, ni les outils théoriques nécessaires pour leur donner des réponses précises.

VII. LE SYSTÈME NERVEUX : AUTOMATE OU DYNAMISME?

Le médecin qui examine un malade lui fait croiser les jambes et percute à l'aide d'un petit marteau le tendon rotulien de la jambe pendante qui se détend alors. Par cette opération préliminaire, le docteur vérifie un certain arc-réflexe. La percussion stimule des récepteurs localisés dans le tendon; l'excitation est acheminée par un conduit nerveux, un nerf sensoriel, vers la moelle épinière; là, des centres la recueillent et l'aiguillent sur un nerf moteur qui relaie le nerf sensoriel et véhicule l'influx jusqu'au muscle. Celui-ci se contracte alors, projetant la jambe en avant. C'est le réflexe rotulien dont l'absence dénote une altération de l'arc-réflexe. C'est pourquoi ce test — et quelques autres — est indispensable au diagnostic des désordres du systèmes nerveux qui ont pour symptôme la perte de certains réflexes. L'investigation des mécanismes du système nerveux central et du comportement, aussi importante pour la biologie que pour la médecine, compte parmi les domaines de la recherche dont les récents progrès illustrent de

façon démonstrative l'essor pris par la conception organismique.

La théorie classique des centres et des réflexes, telle que l'ont fondée les grands neurologues du XIXe siècle, tenta de réduire le système nerveux à une somme d'appareils aux fonctions définies et, parallèlement, de décomposer le comportement animal en processus distincts opérant à l'intérieur de ces structures. La moelle épinière était de la sorte conçue comme une enfilade d'appareils réflexes segmentaires superposés. La moelle allongée est au demeurant le siège de nombreux centres de réflexes et d'automatismes indispensables qui n'ont pas besoin de recevoir d'excitation extérieure pour remplir leur office, comme le centre respiratoire qui stimule les mouvements pulmonaires, le centre du sucre, le centre régulateur des battements du cœur, les centres vaso-moteurs, etc. Enfin, le cerveau se présente à son tour comme un agrégat de zones-centres : aires motrices du cortex correspondant à des régions définies du système musculaire dont elles contrôlent les mouvements volontaires, aires sensorielles représentant les appareils de la perception consciente des divers sens, aires d'association où sont localisées les fonctions psychiques supérieures, en particulier la mémoire et la faculté d'acquisition.

La théorie des réflexes, des centres et des localisations dans le système nerveux repose sur une masse énorme de preuves, tant expérimentales que cliniques. On connaît cependant d'autres faits qui, dénotant l'existence d'une notable capacité régulatrice du système nerveux, entrent en conflit avec cette théorie. C'est ainsi qu'on peut cliniquement traiter la paralysie due à la dégénérescence du nerf facial en greffant sur les muscles de la face les fibres du nerf scapulaire ou du nerf lingual (N. *accessorius* ou *hypoglossus*); au bout de quelque temps, le patient recouvre le contrôle des muscles de son visage, bien que le nerf suppléant soit atypique. Un autre exemple de cette capacité restauratrice nous est fourni par la prothèse de Sauerbruch : l'extension du membre artificiel qu'on adapte au moignon peut être commandée par des

muscles normalement flexeurs et sa flexion par des extenseurs. Les expériences de cette nature montrent que les nerfs et les centres ne sont pas irrévocablement et mécaniquement liés à une fonction, ce que les travaux expérimentaux de Bethe, de von Buddendrock et d'autres encore ont confirmé. Par exemple, l'amble entrecroisé est le type de locomotion qui caractérise les insectes, les araignées et les crabes : en un premier temps, l'animal avance simultanément la patte antérieure gauche, la médiane droite et la postérieure gauche; puis, à la phase suivante du mouvement, les trois pattes antagonistes entrent en action. Or, si l'on ampute le sujet d'un nombre quelconque de pattes, l'amble est instantanément reconstitué sans aucune période d'apprentissage. La coordination des mouvements, qui n'est évidemment plus assurée de la même façon que lorsque l'animal possédait le nombre normal de pattes, ne peut pas par conséquent avoir pour base un mécanisme rigide : il faut qu'elle dépende des conditions présentes dans la périphérie et le système nerveux central tout entier.

Il y a donc contradiction entre les données sur lesquelles se fonde la théorie classique des centres et des réflexes, et les faits de régulation intéressant le système nerveux central. Ces derniers ont d'ailleurs une grosse importance clinique puisqu'ils suggèrent une base possible à la restauration post-traumatique.

L'auteur croit bon de reproduire ici certaines de ses déclarations antérieures (von Bertalanffy, 1936, 1937) car les arguments avancés, développés théoriquement à partir du point de vue organismique, ont été pleinement confirmés par des expériences ultérieures. Aussi sont-ils une parfaite démonstration de la valeur de l'organicisme en tant qu'hypothèse de travail.

« La doctrine classique des réflexes et des centres conçoit le système nerveux central comme une somme de mécanismes individuels indépendants les uns des autres. Cette conception ne serait pourtant pas née si la théorie n'avait eu comme point de départ des expé-

riences effectuées sur des êtres humains. On constate en effet chez l'adulte que les divers territoires du système nerveux central sont dans une large mesure liés à des fonctions définies. La destruction de la moelle lombaire abolit le réflexe rotulien; celle du centre visuel du cerveau entraîne la cécité corticale; un coup d'aiguille porté au niveau du centre respiratoire interrompt les mouvements de la respiration et provoque par conséquent la mort; etc. D'un autre côté, les faits de régulation, cliniques et expérimentaux, montrent que cette fixation n'a rien d'absolu et qu'on ne peut réduire le système nerveux à une simple somme d'appareils réflexes rigides. La contradiction s'éclaire cependant lorsqu'on examine le développement phylogénétique et ontogénétique du système nerveux central. On constate alors qu'un principe de mécanisation progressive est à l'œuvre. Le système nerveux central évolue d'un état de moindre mécanisation à un état de mécanisation croissante où il agit dans une grande mesure comme une somme de mécanismes figés, bien qu'une telle mécanisation ne soit jamais totale ainsi que les phénomènes de régulation le prouvent. On observe une fixation progressive des centres au cours de la phylogénie dans la série des vertébrés. Chez les vertébrés inférieurs, il n'existe que des centres épars et mal définis (Herrick, 1929). Chez les petits singes, les aires motrices sont beaucoup moins précises que chez les grands anthropoïdes. Chez ces derniers, l'excitation électrique de certains points du cortex provoque des mouvements digitaux isolés, ce qui n'existe pas chez les singes plus primitifs (Sherrington, 1907). Le développement ontogénétique du système nerveux central montre également que ce ne sont pas les réflexes locaux qui sont primaires, comme le supposait le schéma classique : au contraire, les réflexes locaux se cristallisent à partir de mouvements primaires du corps tout entier ou de régions corporelles étendues. Ceci a été mis en évidence sur des embryons appartenant à des espèces très variées : axo-

lotl, chat, oiseau, humain (p. ex. Coghill, 1930; Coronios, 1933; Herrick, 1929; Kuo, 1932).

« Nous pouvons donc silhouetter de la façon suivante le développement du système nerveux : en sa phase originelle, son état est tel qu'il se comporte dans une large mesure comme un système équipotentiel; puis, certaines de ses parties assument progressivement des fonctions de plus en plus spécialisées, de la même façon que, chez l'embryon initialement équipotentiel se déterminent graduellement des territoires organo-génétique responsables de fonctions précises et ne pouvant produire qu'un seul organe. De même y a-t-il ségrégation d'arcs réflexes définis à partir de mouvements primordiaux de l'organisme tout entier. Pourtant, la faculté d'assumer d'autres fonctions n'est pas totalement perdue. La théorie classique elle-même s'est vue contrainte d'introduire la notion de « centres réserves » entrant en action lorsque le centre principal n'est plus fonctionnel : c'est le cas des centres respiratoires et vasculaires du cordon spinal. Les centres ne sont donc pas des régions nettement circonscrites : leurs fonctions peuvent être tenues par des zones plus étendues du système central susceptibles de se substituer à eux jusqu'à un certain point. Mais, dans les conditions normales, chaque fonction est contrôlée par la partie qui « s'y connaît le mieux ». En cas de destruction de ces « parties directrices », d'autres parties peuvent remplir leur fonction à leur place avec, toutefois, une efficacité moindre.

« Le fonctionnement du cœur illustre de façon convaincante ce principe. Normalement, le tissu nodal (système intra-auriculaire agissant comme entraîneur (*pace-maker*) cardiaque) est la partie directrice et régulatrice du rythme cardiaque. Lorsqu'il est empêché d'agir par blocage, le nœud atrioventriculaire (situé au niveau de la ligne de démarcation de l'oreillette et du ventricule) le relaie : le cœur continue de battre, bien qu'à un rythme ralenti (rythme dit de Tawara). Enfin, le faisceau de His (dernières ramifications du

système *pace-maker*) peut entretenir le battement. Il est clair que des principes analogues jouent au niveau du système nerveux. La coordination entre les organes sensoriels, les centres nerveux et les organes effecteurs conduit à l'établissement de voies réflexes définies qui, normalement, répondent de façon stéréotypée et mécanique aux stimuli correspondants. Mais cette spécialisation n'est pas un absolu; le système nerveux manifeste une régulabilité qu'il doit à son équipotentialité originelle qui, si elle s'est trouvée inhibée au cours du développement, n'a pas complètement disparu.

« L'évidence clinique et expérimentale montre, en ce qui concerne la régulation du système nerveux, que la fonction impartie aux parties individuelles dépend de la situation effective du système tout entier et des rapports entretenus avec les organes périphériques (organes sensoriels, muscles). Ainsi, chez le scarabée ou le crabe amputé d'une ou de plusieurs pattes, la coordination interne du système nerveux est fonction du nombre et de la position des pattes restantes. Lorsqu'un organe est innervé par un nerf atypique, la fonction des circuits et des centres peut se modifier. Mais chez l'animal intact, également, la réaction est déterminée, non par un centre unique et précis, mais à un degré plus ou moins élevé par l'état du système nerveux en bloc. C'est la raison pour laquelle de nombreux réflexes ne peuvent être mis en évidence que chez l'animal décérébré, les interactions à l'intérieur du système modifiant profondément les réflexes chez le sujet intact. Mais si les parties dépendent, du point de vue de leurs fonctions, du système tout entier, il s'ensuit que, dans la réaction, la coordination n'est pas, ou n'est pas complètement, déterminée par des dispositifs fixés : elle est sous le contrôle de lois dynamiques régissant le système en sa totalité.

« Selon la théorie du réflexe, l'arc réflexe, c'est-à-dire la réponse aux stimuli externes, est tenu pour l'élément primaire du comportement. Or, il ressort des travaux récents que c'est au contraire une fonction

autonome que nous devons considérer comme l'activité primaire (les organes et les centres automatiques tels que le cœur et le centre respiratoire constituent des exemples de ce type de fonctionnement). Il apparaît que, de façon générale, les mécanismes réactionnels (arcs réflexes) se développent à partir de mécanismes rythmico-locomoteurs primordiaux. C'est ce que nous montre par exemple le fait que le neurone sensoriel n'intervient dans le contrôle du mouvement que lorsque le neurone moteur est déjà entré en fonction. Ainsi, chez la larve de l'axolotl, on constate des mouvements avant que soit réalisée la connection des cellules nerveuses sensorielles et motrices : ces mouvements ne peuvent évidemment pas être des réflexes de réponse à des stimuli externes puisqu'ils ont lieu alors que la partie réceptrice de l'arc n'est pas encore reliée à sa partie motrice. Il s'agit là d'actions automatiques produites par les cellules motrices elles-mêmes (Coghill, 1929, 1930). Les premiers mouvements de l'embryon humain sont également des automatismes (Langworthy, 1932).

« La conception dont nous venons d'ébaucher les grands traits ne s'applique pas uniquement au fonctionnement des organes individuels mais encore au comportement de l'organisme entier. Pour beaucoup d'organismes en milieu homogène (c'est-à-dire en l'absence de stimuli externes), l'état normal n'est pas le repos mais une intense et rapide motilité. Nous retrouvons dans le comportement instinctif une activité autonome analogue. Elle se manifeste ici comme une « contrainte » (« *drive* ») poussant l'organisme à exécuter certains mouvements, contrainte qui apparaît dans certains états physiologiques en l'absence de stimulus externe et sous l'effet de laquelle l'animal se met en quête, disons de nourriture ou d'un partenaire sexuel.

« Ces aperçus nous conduisent à réviser notre notion du « stimulus ». Si l'organisme est originellement un système actif, il faut dire, non pas que le stimulus (en

d'autres termes l'altération des conditions extérieures) déclenche un processus dans un système intérieurement inactif, mais qu'il modifie les processus ayant lieu dans un système intérieurement actif. On en arrive alors à une conclusion importante : les réactions de l'organisme sont en définitive déterminées non par des stimuli externes mais par la situation intérieure de l'organisme, par l'écart qu'il manifeste par rapport à l'état normal — par le « besoin » dans le langage de la psychologie. Ce schéma correspond à l'état de chose qui se présente dans la réalité : ce ne sont pas des stimuli qui motivent en premier lieu l'organisme, mais des besoins — besoin de nourriture, besoin d'un partenaire, etc. Ces « actions autonomes » (*drive actions*) persistent jusqu'à ce qu'elles aient créé les conditions de la restauration de l'état normal. Il n'y a qu'une différence de degré entre les mouvements autonomes suscités par la situation interne en l'absence de stimuli externes et les réactions provoquées par des stimuli extérieurs; ces dernières, elles aussi, dépendent pour beaucoup de l'état physiologique du sujet : ainsi, à la vue d'une proie, l'animal affamé répond par une réaction d'attaque; mais, s'il est repu, il ne lui prête pas attention. Pflüger a donné cette définition classique (1877) : « La cause du besoin est la cause de la satisfaction du besoin. » Il entendait exprimer par là la finalité psychoïde propre aux organismes. Rien, pourtant, de vitaliste ni de psychologique dans cette formule qui se borne à énoncer qu'une rupture de l'équilibre physiologique détermine des conduites persistant jusqu'au retour à l'état normal.

« Nous constatons encore, dans le comportement instinctif, des processus de mécanisation ou de détermination progressive tout à fait semblables à ceux que manifeste le développement embryonnaire. Le comportement de la larve de la phrygane qui édifie de petites loges à l'aide de gravier, de brindilles, d'aiguilles de pins, etc. (Uhlmann, 1932), illustre

excellemment cette observation. On distingue différents types de logettes : un type primaire où le tube qui sert d'abri à l'animal n'est qu'un grossier assemblage de matériaux; un type secondaire où les matériaux sont agencés de façon cohérente mais irrégulière; un type tertiaire, enfin, où la larve façonne ses matériaux et les imbrique pour aménager des alvéoles dont l'architecture ne laisse rien à désirer. Chez les espèces primitives, il y a « pluripotentialité » : la larve utilise des matériaux quelconques; chez les espèces hautement spécialisées, il y a « unipotentialité » : la larve emploie un matériau particulier à l'exclusion de tout autre. Au début du développement individuel, c'est pareillement la pluripotentialité qui est de rigueur mais elle s'atténue graduellement et, peu à peu, la larve âgée se spécialise dans un type particulier d'architecture. Si la logette est détruite, l'animal en construit une autre et l'on peut le contraindre à recommencer son œuvre jusqu'à soixante fois, mais l'édification suivra toujours les mêmes phases d'élaboration : l'expérience individuelle de l'animal ne joue aucun rôle. Nous voyons donc que dans ses traits essentiels le comportement instinctif présente avec les lois du développement embryonnaire un étonnant parallélisme. »

Les phénomènes de l'irritabilité et ceux du comportement nous montrent donc avec une clarté particulière la nécessité d'adopter une attitude organismique (v. pp. 26 et sq.) : contrairement aux thèses analytico-sommatives, nous voyons que les processus dépendent de la totalité du système; que la primauté revient, non à un ordre structural et machiniste, mais à un ordre dynamique et à un principe de mécanisation progressive; qu'en opposition avec la thèse de la réactivité primaire, l'organisme se caractérise comme un système primairement actif.

Ces vues ont été pleinement confirmées par les recherches récentes. En se fondant sur des expériences soignées et approfondies, von Holst (p. ex., 1937, 1948)

est arrivé à une « conception nouvelle » de la fonction du système nerveux. Selon cet auteur, les activités locomotrices (mouvements de reptation chez les vers, de course chez les articulés, natatoires chez le poisson, etc.) sont engendrés par des automatismes centraux qui n'ont pas besoin d'être excités par des stimuli externes. Ces mouvements peuvent donc être commandés par le système nerveux lorsqu'il est « désafférentié », c'est-à-dire après rupture des connections des nerfs sensoriels. Il est en outre prouvé — ce qui contredit la théorie des réflexes fixés — que la coordination des mouvements n'est pas rigide, mais plastique, et qu'elle est contrôlée par des principes dynamiques, par des interactions à l'intérieur du système nerveux. Parmi ces principes se rangent la « coordination relative » et l' « effet d'aimantation », c'est-à-dire la tendance manifestée par un automatisme, le mouvement des nageoires, par exemple, à imposer son rythme ou un rapport d'isochronisme défini à un autre automatisme. Ainsi, selon von Holst, le réflexe, au lieu d'être l'élément primaire du comportement, est un dispositif grâce auquel l'automatisme primaire s'adapte aux fluctuations des conditions périphériques.

Dans ses travaux sur le comportement instinctif, Lorenz (v. p. ex. 1943) est arrivé à une notion correspondante de l'activité autonome qu'il considère comme essentiellement primaire. Dans l'acte instinctif, un enchaînement pré-établi d'impulsions (*innate releasing mechanisms*), qui apparaissent souvent sans stimulus déclencheur et que les stimuli externes ne font que modifier, jouent un rôle dominant. Le caractère primairement automatique de l'acte instinctif se révèle en particulier dans les « réactions à vide » qui se produisent en l'absence de stimuli dans certaines conditions physiologiques : quand, par exemple, l'oiseau qui n'a pas à sa disposition les matériaux de construction nécessaires accomplit « à blanc » les mouvements de la nidification.

Des conclusions semblables à celles que suscite l'étude physiologique des réactions et des conduites animales peuvent être également tirées de l'étude psychologique

de la perception et de la vie psychique. La théorie de la *gestalt* (v. p. 249 et sq.) est au centre de cette recherche. Von Holst insiste aussi sur le haut degré de correspondance existant entre les principes dynamiques de la coordination nerveuse et les *gestalten* psychologiques.

Intéressante est également la correspondance entre les principes qui régissent la régulation dans le développement embryonnaire, la distribution des excitations dans le système nerveux et la perception *gestalt*. Ainsi, la destruction des centres pariétaux de la vision entraîne, avons-nous noté, la cécité corticale. La destruction d'une seule de ces aires produit l'hémianopie ou perte de la moitié du champ visuel de chaque œil, phénomène qu'il est facile de diagnostiquer en laboratoire par des méthodes adéquates de mesure périmétrique. Cependant, dans la vie ordinaire, le champ optique du patient n'est pas amputé de 50 % : la vision demeure totale, bien que réduite par rapport à la normale. La formation d'un nouveau foyer de vision distincte, décalé par rapport au point de focalisation normal, rend possible cette régulation. En conséquence, la portion du cortex qui subsiste accomplit presque le même travail que l'appareil quand il avait son intégralité; comme dans l'expérience de Driesch, la moitié du système est susceptible de fonctionner comme le système total (Goldstein). On a déjà fait mention de l'harmonie présente entre l'équipotentialité originale et la détermination progressive du développement embryonnaire, et le fonctionnement du système nerveux; dans l'un et l'autre cas, nous pouvons pareillement voir jouer le principe des « parties directrices » : sous la forme des organisateurs dans le développement de l'embryon, sous celle des centres dans le système nerveux.

CHAPITRE QUATRIÈME

LES LOIS DE LA VIE

Cette main jadis si prompte à dispenser le bien, ainsi que toute autre forme organisée, n'est plus. Tout est maintenant changé. Et ce qui se tient à sa place et porte le même nom, est venu comme la vague et disparaîtra comme elle pour se joindre à l'élément.

GŒTHE. *La Durée dans le Changement.*

I. LE FLOT DE LA VIE

« Nul ne peut se baigner deux fois dans le même fleuve, car son onde s'éloigne à jamais. » Ces paroles d'Héraclite d'Ephèse, surnommé « l'Obscur » par ses contemporains, retentirent à l'aurore de l'Antiquité. On comprend sans peine pourquoi Héraclite faisait figure d'étranger aux yeux des Grecs : le monde hellénique était dominé par l'idéal apollinien de l'immuable et du statique qu'exprimaient aussi bien les marbres que les idées platoniciennes, archétypes plastiques des choses en existence. Héraclite, lui, est le dyonisiaque pour qui le flot incessant des événements représente l'essence du réel. Mais ce qui l'aliénait à son temps le rapproche de nous. Les dieux du Nord ne sont pas des statues classiques de marbre inondées de soleil : c'est dans la tempête qu'ils se révèlent. Ces deux tendances fondamentales qu'incarnent les mythes antiques demeureront agissantes dans les abstractions de la science même. Ainsi les atomes que les Grecs considéraient avec un œil de sculpteur comme de petits corps durs, la physique de l'Occident les a-t-elle réduits à des jeux de forces, aux points nodaux d'une dynamique des ondes.

Le fleuve, sans cesse changeant et pourtant immuable, était pour Héraclite le symbole de l'univers : non seulement le monde qui nous entoure n'est plus ce qu'il était l'instant auparavant — et c'est ce qu'Héraclite entendait — mais nous-mêmes avons changé. La pensée héracli-

téenne nous fait ici pénétrer au cœur de l'originalité profonde du monde vivant.

Un contraste saisissant oppose l'objet inanimé à l'objet vivant. Un cristal, par exemple, est formé d'éléments inaltérables et peut demeurer identique à lui-même des millénaires. Un organisme vivant n'est, par contre, durable et invariable qu'en apparence : il est en réalité la manifestation d'un flux perpétuel d'événements. En raison de son métabolisme — caractéristique de tout organisme vivant —, ses constituants ne sont pas les mêmes d'un instant à l'autre. Les formes vivantes ne sont pas *être*, mais *devenir;* elles sont l'extériorisation du courant de matière et d'énergie qui, sans trêve, traverse l'organisme et le constitue du même coup. Nous avons l'impression de demeurer toujours pareils à nous-mêmes : à la vérité, il ne restera plus grand-chose, dans quelques années, des matériaux dont notre corps est aujourd'hui édifié : de nouveaux composés chimiques, de nouvelles cellules, de nouveaux tissus les auront alors remplacés.

On retrouve ce changement continuel à tous les niveaux de l'organisation biologique. Les constituants chimiques de la cellule sont sans arrêt détruits mais la cellule en tant que telle persiste à travers cette destruction.

Sans répit, les cellules des organismes pluricellulaires meurent et de nouvelles cellules les relèvent; mais l'organisme dans son ensemble se maintient. Au niveau des biocénoses, au niveau des espèces, les individus périssent et d'autres individus naissent. Sous un certain angle, tout système organique semble donc permanent et stationnaire : mais ce qui nous paraît stable à tel niveau se maintient en fait au prix du changement, de la formation, de la croissance, de la dégradation, de la mort des systèmes immédiatement inférieurs : composants chimiques dans le cas de la cellule, cellules dans le cas des métazoaires, individus dans le cas des biocénoses.

Nous pouvons compter cette conception dynamique de l'organisme parmi les principes les plus importants de

la biologie moderne car, débouchant directement sur les problèmes fondamentaux de la vie, elle nous met en mesure de les explorer.

Du point de vue de la *physique*, l'état caractéristique sous lequel l'organisme vivant se présente à nous peut se définir de la façon suivante : il n'est pas un système clos par rapport à l'environnement, mais un *système ouvert* qui, continuellement, rejette et absorbe de la matière et persiste à travers cet échange incessant en se maintenant en *état stationnaire* (*steady state* — *Fliessgleichgewicht*) ou en tendant vers un tel état au cours de ses variations dans le temps.

La chimie-physique s'est presque exclusivement intéressée jusqu'ici aux processus qui prennent place dans les systèmes clos et dont l'aboutissement est l'équilibre chimique. L'équilibre chimique est, certes, partie prenante de certains processus organiques; le transport de l'oxygène des poumons aux tissus, par exemple, a pour base un équilibre chimique entre l'oxygène, l'hémoglobine et l'oxyhémoglobine : dans les poumons, où sa tension est élevée, l'oxygène est fixé par le sang et sa combinaison avec l'hémoglobine donne l'oxyhémoglobine; au niveau des tissus, où la tension de l'oxygène est plus faible, l'oxyhémoglobine se dissocie et libère l'oxygène. Nous avons affaire ici à l'établissement d'un équilibre chimique parce que les processus à l'œuvre ont une vitesse de réaction élevée. Mais l'organisme en tant que tel n'est jamais en état d'équilibre vrai : la lenteur relative des processus métaboliques conduit seulement à un état stationnaire que le flux et le reflux, l'édification et la destruction continues des matériaux constitutifs, maintiennent en deçà de l'équilibre vrai [1].

---

1. Pour définir cet état, l'auteur a proposé le terme de *Fliessgleichgewicht* (von Bertalanffy, 1942). L'introduction de cette notion était légitime car l'allemand (et le français) ne connaît que le mot « stationnaire » qui est employé avec des sens différents : sont qualifiés de « stationnaires » aussi bien les systèmes clos qui sont le siège de processus, comme les atomes ou les équilibres chimiques, que les systèmes ouverts comme un jet d'eau entretenu ou une flamme. L'auteur a

C'est pourquoi nous revendiquons *une extension et une généralisation de la cinétique et de la thermodynamique*. La théorie cinétique des réactions et des équilibres dans les systèmes clos, telle que nous la propose la chimie physique, doit être complétée par une théorie des systèmes ouverts et des états stationnaires que connaissent ces systèmes. Après une caractérisation préliminaire du cadre biologique de la question (v. p. ex., von Bertalanffy, 1929, 1932, 1937), l'auteur, abordant le problème physique, a développé un certain nombre de principes propres aux systèmes ouverts et a dégagé leur signification pour les phénomènes biologiques (1934, 1940, 1942). La notion et la théorie du *Fliessgleichgewicht* ont été adoptées par des auteurs de langue allemande (p. ex. Dehlinger et Wertz, 1942; Bavink, 1944; Skrabak, 1947) tandis que leurs confrères américains et belges se livraient à des recherches allant dans le même sens. L'approche, indépendante et très voisine pour l'essentiel, de Burton (1939) a permis d'aboutir à de nouvelles conclusions. Les travaux de Reiner et Spiegelman (1945) semblent avoir été stimulés par l'échange d'idées qui eut lieu entre le premier et nous-même. Prigogine et Wiame (1946) ont élargi le problème en complétant son traitement cinétique par un traitement thermodynamique.

La théorie des systèmes ouverts a inauguré *un champ entièrement neuf en physique*. « Par définition, la seconde loi de la thermodynamique ne s'applique qu'aux systèmes clos; elle ne qualifie pas l'état stationnaire des systèmes ouverts. » Cette formule de l'auteur (1940, 1942) a des conséquences presque illimitées comme l'ont montré les travaux de Prigogine (1947) sur la thermodynamique des processus irréversibles et des systèmes ouverts. Avoir par le biais de la biologie donné le branle

---

donc proposé de distinguer entre *l'équilibre vrai* des systèmes clos et le *Fliessgleichgewicht* des systèmes ouverts. L'expression anglaise *steady state* définit exactement ces derniers. Il importe de se rappeler que c'est dans ce sens bien précis que l'on emploie ici l'expression d' « état stationnaire ».

à cette extension de la physique nous paraît être l'un des fruits les plus importants de nos propres recherches.

Dans son étude fondamentale, Prigogine écrivait :

> « Les deux principes de la thermodynamique classique... [ne sont valables] que pour des systèmes *fermés* susceptibles d'échanger de l'énergie, mais non de la matière, avec le monde extérieur... La thermodynamique classique constitue une doctrine admirable sans aucun doute, mais *fragmentaire*, et ce caractère fragmentaire provient de ce qu'elle n'est applicable qu'aux seuls équilibres des systèmes fermés. *Il faut dès lors chercher à fonder une théorie plus vaste qui englobe à la fois états de non-équilibre et états d'équilibre* » (1947, pp. 4 et suiv.).

Nous n'évoquerons ici que quelques-unes des conséquences de la thermodynamique des systèmes ouverts qui découvrent de vastes perspectives, tant en physique qu'en biologie, et font en partie s'effondrer des notions fondamentales jusque-là tenues pour acquises.

Alors que, dans les systèmes clos, l'orientation que prennent les événements est déterminée par l'accroissement de l'entropie, les processus irréversibles qui ont pour siège les systèmes ouverts ne peuvent se caractériser ni par l'entropie, ni par aucun autre potentiel thermodynamique; l'état stationnaire vers lequel le système ouvert évolue correspond à une production minima d'entropie[1]. Autre conséquence révolutionnaire : au cours de l'évolution du système ouvert vers son état stationnaire son entropie peut diminuer et il est ainsi capable d'atteindre des états de complexité et d'hétérogénéité accrues. Ce peut être là un fait d'une importance capitale pour expliquer le gain de complexité et d'ordre qui caractérise le développement ontogénétique et l'évolution. Le principe de Le Chatelier n'est pas seulement appli-

1. Il ressort de travaux plus récents que ce principe s'applique seulement sous des conditions spéciales mais les autres propositions ci-dessus énoncées restent valides. (Note pour l'édition française.)

cable aux systèmes clos : il s'étend encore aux systèmes ouverts. L'étude des phénomènes irréversibles nous conduit à concevoir un temps thermodynamique par opposition au temps astronomique (temps des horloges) : le premier est non-métrique (c'est-à-dire qu'il ne peut être défini par des mesures de longueur) mais — dans l'hypothèse la plus simple — logarithmique; il est statistique puisqu'il a le second principe pour base, et local puisqu'il résulte de processus irréversibles se déroulant en un point défini de l'espace.

La théorie des systèmes ouverts, comme elle le fait pour la physique, ajoute un nouveau chapitre à la biologie. Depuis longtemps déjà on qualifie les organismes de systèmes « en équilibre dynamique » pour exprimer le fait que leurs constituants sont soumis à un perpétuel mouvement d'échange et l'on se contentait de cette formulation très générale. Jamais, avant les travaux que nous avons cités, le concept et les principes gouvernant cet état caractéristique n'ont été définis.

Les systèmes vivants représentent une catégorie extrêmement compliquée d'états stationnaires, formés qu'ils sont d'un nombre énorme de composants réactionnels. Le caractère de système ouvert de l'organisme est à la base des phénomènes spécifiques du vivant. Certes, si nous considérons l'organisme comme un tout, nous ne sommes pas en mesure de faire entrer en ligne de compte chacun de ses éléments de réaction. Il est cependant possible, comme nous allons le voir, de faire, à tout prendre, certaines constatations relativement aux systèmes organiques, constatations qui nous amènent, d'une part à formuler des lois quantitatives régissant d'importants phénomènes biologiques, d'autre part à donner une explication générale aux attributs essentiels de la vie.

L'organisation hiérarchique d'un côté, les caractéristiques des systèmes ouverts de l'autre sont des principes fondamentaux de la nature vivante; les progrès ultérieurs de la biologie théorique reposeront avant tout sur l'élaboration d'une théorie de ces deux primats.

« Les rapports d'organisation, quelle que soit leur nature, forment le problème central de la biologie, et la biologie ne portera de fruits dans l'avenir que si l'on reconnaît ce fait. La hiérarchie des relations, depuis la structure moléculaire des composés carbonés jusqu'à l'équilibre des espèces et des ensembles écologiques, sera peut-être l'idée directrice de demain. »

(NEEDHAM, 1932.)

« La statique et la dynamique chimiques sont gouvernées par la loi de Guldberg et Waage. Nous rencontrons dans les organismes des systèmes chimiques depuis longtemps qualifiés d'équilibres mobiles ou dynamiques. Aujourd'hui, le problème de l'équilibre dynamique des organismes n'est plus une simple vue de l'esprit : nous pouvons le considérer comme la clef de voûte et le couronnement d'un vaste et audacieux édifice. La chimie physique en a déjà creusé les fondations; le reste de la construction est l'affaire des physiologistes à qui revient aussi la tâche de vérifier et de perfectionner les vieux outils, d'en créer de nouveaux répondant à des desseins précis que l'application routinière de méthodes anciennes ne permettrait pas toujours de réaliser. »

(HÖBER, 1926.)

II. VERS UNE DÉFINITION DE L'ORGANISME

Nous pouvons nous risquer à donner un essai de définition de l'organisme à partir de la formule suivante : un organisme vivant est un ordre hiérarchisé de systèmes ouverts dont la permanence est assurée par le truchement du mouvement d'échange des composants, réalisé en vertu de ses conditions de système.

Cette définition n'est certes pas exhaustive puisqu'elle néglige un troisième attribut, essentiel, du vivant : son

historicité (v. pp. 148 et sq.). Mais, à cette réserve près, cette formulation répond aux exigences de la définition scientifique.

Les tentatives faites pour définir la « vie » sont légion (cf. A. Meyer, 1926). Nous trouvons tout d'abord de pseudo-définitions, c'est-à-dire des définitions dans l'énoncé desquelles le *definiendum* est subrepticement introduit et qui aboutissent à un cercle vicieux. C'est ainsi qu'on définit la vie comme « l'ensemble des forces qui résistent à la mort » : or, la notion de « mort » n'a de signification que par opposition à celle de « vie ». Une autre école a essayé de définir l'organisme vivant en énumérant ses caractéristiques phénoménologiques les plus importantes : c'est ce qu'a fait Roux (1915) en établissant la liste des « auto-ergasies » ou activités autonomes de l'organisme : auto-transformation, sécrétion, restauration, croissance, motilité, scissiparité, hérédité, toutes fonctions commandées par l'auto-régulation. Peut-être est-ce là une méthode de description caractérisante absolument légitime lorsqu'il s'agit de tracer la ligne de démarcation entre les systèmes vivants et les systèmes non-vivants : mais nous n'avons pas affaire en l'occurrence à une définition au sens strict du terme.

Pour être rigoureuse, une définition doit satisfaire à trois exigences :

1° ne pas introduire les caractéristiques du *definiendum;*

2° distinguer sans équivoque le fait à définir de tous les autres phénomènes;

3° permettre l'édification d'une théorie à partir de laquelle on peut déterminer par voie de déduction certains phénomènes particuliers et leurs lois.

Notre définition semble remplir ces conditions.

En premier lieu, aucune des caractéristiques particulières de l'organisme qu'il s'agit de définir n'y est incluse; par contre, nous pouvons considérer, comme nous allons le voir maintenant, que les phénomènes fondamentaux de la vie sont des conséquences de la définition proposée.

La définition doit, en second lieu, énoncer les conditions nécessaires et suffisantes pour qu'un objet naturel puisse être qualifié de « vivant ». Les principes que nous avons posés sont nécessaires : un « organisme » dépourvu d'organisation et dont le maintien ne serait pas dû à l'échange des parties composantes ne serait pas un « organisme vivant ». Ces principes, par ailleurs, nous paraissent suffisants pour nous permettre de distinguer les systèmes vivants des systèmes non-vivants. Un cristal, par exemple, se présente comme une organisation hiérarchisée d'unités physiques élémentaires, d'atomes, de molécules et, finalement, de réseaux cristallins; mais un élément lui fait défaut : sa permanence n'est pas assurée par l'échange de ses parties. Par ailleurs, les états stationnaires qui existent dans la nature inerte (un jet d'eau au débit régulier, la combustion d'une flamme, un courant continu) manifestent cette persistance à travers le changement mais l'organisation hiérarchique est absente de ce genre de systèmes; de plus, leur maintien dépend de conditions extérieures, d'une « machine » appropriée — une vanne, la cire et la mèche d'une bougie, etc.

Pourtant, le maintien en état stationnaire du fait des conditions internes du système n'est pas une notion vitaliste : cet état de choses se rencontre dans certains systèmes inanimés comme l'a démontré Rashevsky (1938) dans ses recherches sur les gouttes métabolisantes, systèmes qui peuvent se maintenir grâce à l'importation et l'exportation de matériaux, et sont capables de croître et de se diviser. Mais, là encore, manque l'organisation hiérarchique. Si toutefois, l'on parvenait éventuellement — exploit expérimentalement irréalisable aujourd'hui — à mettre au point un système où se retrouveraient tous les critères donnés dans notre définition — comme un système colloïdal doté d'une organisation intérieure qui se maintiendrait et se multiplierait par l'importation et l'exportation de matériaux —, nous serions dans l'impossibilité de dire si nous nous trouvons ou non en face d'un « organisme vivant ». Les virus

sortent du cadre de notre définition : en effet, incapables de se développer ailleurs que dans les cellules vivantes, ils ne répondent pas à toutes les conditions de la définition : leur persistance autonome n'est pas assurée par un procès métabolique.

Nous verrons que notre définition satisfait à la troisième condition, à savoir qu'il est possible de fonder à partir d'elle une théorie d'où des lois particulières sont déductibles.

Est-ce un pont ou un abîme qui s'étend entre le non-vivant et le vivant? Des composés macromoléculaires et des structures colloïdales, le chemin qui, passant successivement par les unités biologiques élémentaires à réduplication co-variante et les cellules les plus simples, nous conduit à la diversité des formes végétales et animales, est sans hiatus. Les travaux récents dénoteraient plutôt que, dans le règne du virus, il y a transition plus ou moins continue : une séquence progressive nous conduit des macromolécules comme le virus de la mosaïque du tabac, par des ensembles moléculaires complexes comme les gros bactériophages et le virus de la maladie à polyhèdres des insectes, à des formes para-organiques très simples et, finalement, à des formes voisines des bactéries, tels les organismes à déperdition d'eau et les rickettsias. Néanmoins, quand on passe des molécules, entités chimiquement définies, au microcosme matériel et dynamique de la cellule vivante, c'est à un ordre de phénomènes radicalement nouveaux que nous sommes confrontés. Bien qu'il n'y ait pas discontinuité absolue, si nous voulions donner une représentation graphique de cette transition vers le niveau supérieur, la courbe obtenue aurait une pente abrupte. Le point décisif n'est pas la réduplication co-variante en tant que telle mais, à la fois, l'atteinte d'un plan d'organisation plus élevé et l'agencement ordonnancé d'innombrables processus physico-chimiques assurant le maintien du système en état stationnaire.

Nous pouvons considérer les phénomènes physiologiques fondamentaux comme les conséquences du fait

que l'organisme constitue un système ouvert. La physiologie générale classe les fonctions vitales sous trois grandes rubriques. La première est la physiologie du *métabolisme*, c'est-à-dire des processus cataboliques et anaboliques qui se poursuivent sans trêve dans l'organisme; le principe de base en est le maintien d'un état stationnaire. La seconde tête de chapitre englobe les phénomènes d'*irritabilité* et de *motilité*, y compris les réactions aux stimuli externes et les *activités autonomes* déclenchées en l'absence de ces derniers, battements du cœur et mouvements respiratoires, par exemple. On peut considérer ces processus comme surajoutés à l'état stationnaire. Un stimulus est un déplacement par rapport à l'état stationnaire vers lequel l'organisme tend à retourner; les rythmes automatiques représentent des trains d'ondes se superposant à l'écoulement continu, caractéristique de l'état stationnaire. Le troisième grand chapitre inclut les phénomènes de *morphogénèse*, c'est-à-dire les changements relativement lents de la croissance, du développement, de la sénescence et de la mort. Ils traduisent le fait qu'un organisme n'est pas vraiment stationnaire, comme on pourrait l'admettre, compte tenu seulement des processus de brève durée du métabolisme et de l'irritabilité, mais seulement quasi-stationnaire, c'est-à-dire que l'état stationnaire s'établit progressivement et est soumis à des changements lents.

III. LA CONCEPTION DE L'ORGANISME COMME SYSTÈME, FONDEMENT D'UNE BIOLOGIE EXACTE

Au point où nous sommes arrivés à présent, il nous est possible d'aborder de nombreux problèmes sous un angle nouveau grâce à quoi nous sommes en mesure de déterminer jusqu'à un certain point les lois quantitatives exactes relatives à certains phénomènes fondamentaux de la vie. Nous nous bornerons ici à évoquer som-

mairement quelques conclusions discutées ailleurs de façon plus détaillée.

La *Bioénergétique* reposera obligatoirement sur la théorie des systèmes ouverts. Un équilibre vrai et, partant, un système réactionnel en équilibre chimique, est incapable de produire du travail. Pour qu'il y ait travail, il faut un gradient; en d'autres termes, pour que le système fournisse un travail, il doit être arraché à son état d'équilibre. Ainsi, un réservoir hydraulique qui recèle une grande quantité d'énergie potentielle ne peut pas actionner un moteur; pour ce faire, un gradient est indispensable : l'eau doit s'écouler. Et si l'on veut que l'effet recherché se poursuive, nous devons prendre nos dispositions pour avoir un débit constant.

Il en va de même pour l'organisme. L'énergie chimique contenue dans ses composés est inutilisable tant que ceux-ci sont en équilibre chimique. Or l'organisme, système en état stationnaire, siège de réactions continuelles tendant à l'équilibre, possède à chaque instant la capacité de développer le travail nécessaire à l'accomplissement ininterrompu de ses fonctions.

Un problème intéressant se pose alors : si l'organisme est un système en état stationnaire, son maintien en deçà de l'équilibre exige un apport permanent d'énergie. Il a besoin d'énergie, non seulement pour s'acquitter de ses multiples tâches (activité musculaire, glandulaire, etc.), mais aussi pour demeurer en état stationnaire. Ce *travail d'entretien* de la cellule et de l'organisme en tant que tels constitue un problème fondamental pour la bioénergétique : la théorie des systèmes ouverts (von Bertalanffy, 1942) fournit les principes nécessaires à son intelligence, principes qui peuvent être expérimentalement vérifiés.

L'*auto-régulation* est la question-clef du métabolisme. Les réactions à l'intérieur d'un organisme vivant se distinguent de celles d'un cadavre en décomposition du fait qu'elles concourent à assurer l'entretien du système. Comment se fait-il qu'en dépit de l'incessant renouvellement de ses matériaux constitutifs, l'orga-

nisme reste approximativement semblable à lui-même et se maintienne, non pas dans un état d'équilibre fondé sur des réactions réversibles, mais dans un état stationnaire ayant pour base des processus irréversibles? Comment se fait-il que les matériaux dégradés au cours des processus cataboliques soient exactement reconstitués à partir des composés introduits dans l'organisme sous forme d'aliments, et qui, dissociés sous l'action des enzymes, trouvent dans la cellule et l'organisme la place qui leur est justement impartie de telle sorte qu'il y a perpétuation métabolique du système vivant? Et comment, malgré la diversité des régimes alimentaires, la constante de composition se trouve-t-elle assurée? Ces caractéristiques principales de l'auto-régulation (permanence d'un type défini de composition à travers le changement perpétuel des matériaux architecturants — indifférence du système à chaque taille absolue aux fluctuations de l'approvisionnement, et son entretien — restauration, naturelle ou stimulée, après la dégradation catabolique) sont les conséquences des propriétés générales des systèmes ouverts. L'autorégulation métabolique est de la sorte compréhensible en son principe, sinon en ses détails, à partir des lois de la physique (von Bertalanffy, 1940, 1942).

La théorie des systèmes ouverts appliquée aux « cristaux métaboliques » fournit peut-être aussi une explication à la *réduplication co-variante* des unités biologiques élémentaires (v. p. 53).

Quelques remarques préliminaires s'imposent avant de passer à d'autres problèmes. La biologie a, dès ses débuts, été divisée en deux grands chapitres, la morphologie et la physiologie. La morphologie, étude des formes et des structures organiques, englobe la systématique qui détaille, décrit, et classifie les espèces animales et végétales, l'anatomie qui répertorie leurs structures, l'histologie, la cytologie, l'embryologie, etc.; la physiologie étudie les processus qui travaillent les organismes vivants, tels que le métabolisme, le comportement et la morphogénèse. Cette subdivision, justifiée par la dispa-

rité des méthodes techniques et conceptuelles, est dans cette mesure une nécessité. Pourtant, la morphologie et la physiologie ne sont que deux approches distinctes et complémentaires du même objet intégré.

L'opposition entre *structure* et *fonction*, *morphologie* et *physiologie* a son origine dans une conception statique de l'organisme. Une machine est un agencement de parties fixes susceptible d'être mis en mouvement mais qui peut aussi rester au repos. De façon analogue, la structure pré-établie du cœur, par exemple, s'oppose à la fonction cardiaque, à savoir un rythme contractile. En réalité, cette dichotomie entre une structure pré-établie et les processus qui ont lieu au sein de cette structure ne s'applique pas à l'organisme vivant. Ce dernier est en effet l'expression d'un procès continuel, ordonnancé bien qu'il ait par ailleurs des structures et des formes organisées pour support. Ce que la morphologie décrit en termes de structures et de formes organisées est en fait une coupe, pour ainsi dire, effectuée dans un flux spatio-temporel.

Ce que nous appelons structures sont des processus lents et prolongés et ce que nous appelons fonctions sont des processus rapides et de courte durée. Dire qu'une fonction (la contraction d'un muscle, par exemple) est accomplie par une structure signifie qu'un processus rapide et de courte durée se superpose à une onde lente et de longue durée.

Un organisme vivant est un objet dont l'être se maintient à travers une succession ordonnée d'événements au cours desquels la persistance apparente des systèmes supérieurs se fonde sur le changement des systèmes subordonnés. Cette notion que, semble-t-il, nous avons été le premier à formuler, est aujourd'hui communément admise.

L'anatomiste Benninghoff (1935, 1936, 1938, 1939), par exemple, s'est exprimé en des termes correspondant presque littéralement à ceux de l'auteur :

> « Ainsi, alors que ses composants sont fluants, le corps lui-même semble persister. Mais l'individu

représente lui aussi une chaîne d'événements dont la fertilisation est le premier maillon et la mort le dernier... Ce qui s'écoule lentement, qui est relativement durable et quasi stationnaire nous apparaît comme forme organique; une séquence événementielle accélérée est la fonction de cette forme...

« Si je regarde des niveaux inférieurs vers les niveaux supérieurs, le système supérieur apparaît comme forme intégrante des processus au sein des systèmes subordonnés. Si je regarde dans le sens opposé, passant des niveaux supérieurs aux niveaux inférieurs, les formes se résolvent l'une après l'autre en procès d'autant plus rapides que les systèmes qu'ils affectent sont de faible dimension » (1938).

Au cours de ces dernières années, la conception de l'organisme comme système en état stationnaire s'est popularisée, grâce particulièrement aux progrès réalisés dans la technique du marquage par isotopes qui a montré que les processus de dégradation et de synthèse des matériaux s'effectuent dans l'organisme à un rythme jusqu'alors insoupçonné. Comparons, par exemple, les formulations ci-dessus à ce résumé de l'action des traceurs :

« La découverte et la description du dynamisme de la cellule vivante est la contribution majeure de la technique du marquage par isotopes à la biologie et à la médecine... Les enzymes protéolytiques et hydrolytiques désagrègent sans trêve et à une cadence accélérée les protéines, les carbohydrates et les lipides. L'érosion de la structure cellulaire est continuellement compensée par le jeu *d'une série de réactions qui* restaurent les structures dégradées. Si la cellule adulte se maintient en état stationnaire, ce n'est nullement parce qu'elle n'est pas le siège de réactions dégradatrices : c'est parce que les réactions synthétiques et dégradatrices se poursuivent au même taux. A l'état normal, le résultat net est une apparente absence de réactions; l'approche de l'équilibre est signe de mort. »

(Rittenberg, 1948.)

Les structures organiques ne doivent donc pas être considérées comme statiques mais comme dynamiques. Cette remarque s'applique au premier chef aux structures protoplasmiques et cellulaires et, pour les raisons données plus haut, le fait est particulièrement saisissant à cette petite échelle. Des formations comme le fuseau nucléaire, l'appareil de Golgi, etc., apparaissent comme des structures lorsque nous les observons dans les préparations microscopiques fixées et colorées. Mais, envisagées dans leurs changements dans le temps, ces formations sont la manifestation de processus intéressant les niveaux chimique et colloïdal; ce sont des états quasi stationnaires qui durent un temps mais qui, bientôt, se transforment ou disparaissent.

Il en va en principe de même de la structure macroscopique de l'organisme pris en bloc. Là aussi, c'est en dernière analyse la loi d'un processus stationnaire, et non une structure fixe, qui persiste.

Cette conception de l'organisme comme expression d'un flux événementiel est lourde de conséquences. Elle conduit au concept de la *morphologie dynamique* (von Bertalanffy, 1941) qui a pour tâche de faire dériver les formes organiques d'un jeu de forces soumises à des lois quantitatives et ainsi d'unifier les domaines du métabolisme, de la croissance et de la morphogénèse.

La croissance est sans aucun doute un des problèmes majeurs de la biologie et, d'ailleurs, elle fut souvent tenue pour le mystère central de la vie. Mais pourquoi la taille d'un organisme s'accroît-elle? Pourquoi cet accroissement voit-il sa vitesse ralentir et est-il finalement stoppé lorsque l'organisme est « adulte »? Autant de questions auxquelles la physiologie traditionnelle n'est pas encore parvenue à répondre. Mais on a élaboré, en considérant les organismes comme des systèmes ouverts, une *théorie de la croissance organique* exacte qui éclaire ce phénomène biologique fondamental et rend possible l'établissement de lois quantitatives (von Bertalanffy, 1934, 1948).

On peut dire de façon générale qu'un organisme croît

tant que l'anabolisme est supérieur au catabolisme et qu'il devient stationnaire lorsque les deux processus se compensent. Les expériences montrent que le catabolisme des matériaux architecturants est en première approximation proportionnel à la masse du corps. Toutefois, en ce qui concerne les animaux supérieurs tout au moins, il apparaît que l'anabolisme dépend du métabolisme d'énergie qui fournit la force de travail nécessaire à l'édification des composants organiques. Le plus fréquemment, c'est par exemple le cas des vertébrés, le métabolisme d'énergie est proportionnel à la surface du corps. A partir de ces prémisses, il est possible de déduire les lois de la croissance grâce auxquelles nous sommes en mesure de calculer ce phénomène et d'expliquer les particularités des courbes de croissance des différentes classes d'animaux. Dans les cas favorables, la précision de ces lois est comparable à celle des lois physiques. La preuve en a été fournie par des applications nombreuses faites aux bactéries, aux cultures de tissus, aux poissons, mammifères et autres animaux. De la sorte, la croissance peut se rattacher au métabolisme et être dérivée de ce dernier.

Cette théorie a éclairé d'un jour nouveau maints problèmes dont nous n'énumérerons ici que les principaux : *taille corporelle absolue; explication et calcul de la croissance animale en fonction du temps; principe de la constance de taille de la cellule; croissance cyclique chez les mammifères; modalités de la croissance de régénération;* vérification de la théorie par *la mesure des surfaces d'absorption; classification des différents types métaboliques chez les animaux* en fonction de la dépendance de l'indice respiratoire sur la taille, et leur corrélation avec des *types de croissances;* corrélation entre l'intensité du métabolisme et la taille en fonction des *différences sexuelles; calcul du taux du catabolisme des protéines* à partir des courbes de croissance des animaux et vérification des valeurs ainsi trouvées par des expériences physiologiques indépendantes; application de la théorie aux problèmes écologiques, tels que *l'influence de la*

température (règle de Bergmann) et des *variations du cadre géographique sur la croissance; particularités de la courbe de croissance chez l'homme* et leur signification au plan de son développement somatique et psychique.

La morphologie dynamique soulève une autre catégorie de problèmes : ceux qui touchent aux transformations morphogénétiques du développement et de l'évolution. L'étude comparée des formes organiques fait apparaître que les différences qu'elles présentent ont leur source pour une large part dans des différences de proportions, qui, à leur tour, dépendent des vitesses de croissance différentielle, telles parties grandissent plus vite, telles autres plus lentement que l'ensemble du corps. Ceci s'applique en premier lieu au développement de l'individu. La tête du nouveau-né, par exemple, représente environ le quart du corps alors que, chez l'adulte, elle n'en représente que le huitième : la tête se développe donc plus lentement que l'ensemble du corps. Le contraire a lieu pour les jambes dont la croissance est plus rapide que celle du corps : c'est pourquoi les membres inférieurs du bébé sont proportionnellement plus courts que ceux de l'adulte. La forme du corps est donc déterminée dans une grande mesure par les vitesses de croissance relative de ses parties. Dans de nombreux cas, cette croissance relative obéit à une loi quantitative simple formulée par Huxley (1932), la loi d'allométrie. Des considérations analogues s'appliquent à l'évolution. Les distinctions entre espèces voisines dépendent en grande partie, elles aussi, de différences de proportions corporelles : la croissance suit, là encore, la loi d'allométrie.

L'auteur a étudié nombre de problèmes connexes en appliquant en partie la loi d'allométrie à des problèmes nouveaux. Parmi ces problèmes, nous pouvons citer le *rapport entre la taille du corps et le métabolisme*, rapport qui nous a permis de définir les types métaboliques et de croissance; l'incidence *des processus rythmiques* (comme les fréquences pulsatiles et respiratoires) sur la taille et son expression quantitative; le rapport entre *les gradients du métabolisme et les gradients de*

la croissance; l'examen critique de la théorie des gradients physiologiques selon Child; la mise sur pied d'une *théorie synthétique* de la *croissance absolue* du corps et de *la croissance relative* de ses parties; la formulation des *lois de l'action pharmaco-dynamique;* des remarques sur la signification de la croissance relative en ce qui concerne les *types de constitution somatique* chez l'homme, etc. Sur le plan théorique, des perspectives originales s'ouvrent, touchant les questions fondamentales de l'évolution, telles que la « directivité » ou l'*orthogénèse* dans l'évolution, les *variations co-adaptatives* dans la spéciation, la *signification évolutionnaire des facteurs hormonaux*, etc.

Mais un autre principe morphologique trouve à cette occasion son assise physiologique. La morphologie classique du dix-huitième siècle a énoncé le « principe de l'équilibre des organes », que Goethe baptisa « loi du budget » et Geoffroy Saint-Hilaire « loi de balancement »; il faut entendre par là qu'il existe chez l'animal un rapport caractéristique constant entre la taille des organes et, ajouterons-nous, entre leurs composants chimiques également. Selon la loi d'allométrie, la croissance relative des organes se fonde en dernière analyse sur la compétition opposant entre elles les différentes parties de l'organisme, chaque organe étant capable d'assimiler une fraction caractéristique du matériel nutritif absorbé par l'organisme total : celui-ci grandit en conséquence avec une vitesse déterminée. Le fait que la croissance allométrique représente un processus distributif tendant vers des états stationnaires définis fournit une base physiologique à la loi de balancement.

Le problème de la forme organique se révèle apparemment rebelle à l'analyse quantitative. Pourtant, les méthodes d'approche modernes nous montrent qu'elle est assujettie à des lois quantitatives qui s'élucident progressivement. On peut comparer la conception dynamique en biologie à son homologue en physique. De même que, pour la physique moderne, il n'existe pas de matière dans le sens de particules rigides et inertes,

mais des atomes apparaissant comme les points nodaux d'une onde dynamique, il n'y a pas, pour la biologie, une forme organique rigide porteuse de processus vitaux, mais un flux de processus se manifestant en tant que formes apparemment persistantes.

Des théories correspondantes aboutissant à l'énonciation de lois quantitatives se retrouvent aussi dans la physiologie des sens et de l'excitation. Ainsi, la théorie quantitative de la sensation, de la vision en particulier, telle que l'ont développée Pütter (1920) et Hecht (1931), repose sur des principes analogues à ceux qui viennent d'être exposés. L'œil, à l'instar de la plaque photographique, contient des substances photo-sensibles qui se décomposent sous l'action de la lumière. Dans les bâtonnets, sensibles à l'intensité lumineuse, la substance en question est le pourpre rétinien. La loi de Bunsen-Roscoe s'applique aux réactions photochimiques. Elle exprime le fait, bien connu des photographes, que pour obtenir un effet donné, par exemple le noircissement de la plaque, plus la lumière est faible, plus le temps d'exposition doit être long ou, pour employer le langage mathématique, que le produit de l'intensité lumineuse par le temps est une constante. Toutefois, contrairement à ce qui se passe en photographie, l'œil possède un seuil au-dessous duquel la lumière n'agit plus. En effet, parallèlement à la réaction décomposant le pourpre rétinien en substances qui transmettent l'excitation au nerf, il y a une autre réaction compensatrice de régénération du pourpre à partir de ses produits de décomposition, ce qui a pour résultat de détruire les substances véhiculant l'excitation. Les lois de la sensation optique, l'existence d'un seuil, l'adaptation à la clarté et à l'obscurité, la discrimination de l'intensité, l'effet Weber-Fechner et ses limites peuvent être dérivés quantitativement du principe que nous avons esquissé.

Cet état énergétique distinctif de l'organisme est encore à l'origine de cette caractéristique des phénomènes d'excitation que nous pouvons appeler l'effet-déclic (*trigger-action*). De même qu'une petite étincelle dans

un baril de dynamite libère une considérable quantité d'énergie, l'énergie dégagée en réponse à un stimulus (lorsqu'un muscle se contracte, par exemple) ne correspond quantitativement pas à l'énergie électrique, mécanique, chimique, etc., développée par le stimulus. Comme nous l'avons dit plus haut, ce n'est pas une machine au repos que le stimulus fait mouvoir : son rôle est de provoquer la décharge de l'énergie accumulée pendant que l'organisme était au repos. Celui-ci ne pourrait s'acquitter de ses fonctions s'il devait se mettre brusquement en branle à la manière d'une machine intérieurement inactive. Son principe de fonctionnement, beaucoup plus économique, est comparable à celui d'un accumulateur qui, en période de non-utilisation, pendant la nuit, par exemple, emmagasine de l'énergie susceptible d'être ensuite libérée à volonté. Au plan de la physiologie, c'est ce qui ressort du mode opératoire du nerf ou du muscle : une grande partie des processus métaboliques se déroulent, non pendant la phase d'action, mais pendant la phase de récupération au cours de laquelle le système « se recharge ». C'est précisément ceci qui consomme de l'énergie.

Cette analyse conduit à une conception unitaire des actions de réponse aux stimuli et des actions automatico-rythmiques qui ne demandent pas de stimulus externe. C'est encore le principe de la décharge et de la recharge qui est à la base de ces dernières. Les rythmes automatiques agissent suivant le principe des oscillations de détente (*relaxation oscillations* ou *kippschwingungen*) (Bethe) qu'on applique, entre autres, aux enseignes de publicité lumineuse : une batterie de condensateurs se charge progressivement et lorsqu'un potentiel critique est atteint, l'énergie accumulée s'écoule dans un tube à néon. Puis, le système se charge à nouveau pour se décharger plus tard dans les mêmes conditions, et ainsi de suite, de sorte que le tube s'illumine à intervalles réguliers. De la même façon, les organes à rythmes emmagasinent par le truchement de processus métaboliques de l'énergie qu'ils libèrent

brusquement lorsqu'un certain potentiel est atteint.

Activités automatiques et réactions aux stimuli ont ainsi les mêmes principes de base. Pour cette raison, il n'y a pas de ligne de démarcation définie mais tous les intermédiaires possibles entre les organes typiquement réactionnels qui, comme un muscle ou un centre réflexe, n'entrent en action qu'après avoir été excités par un stimulant, et les organes et centres rythmiques, comme le cœur ou le centre respiratoire, qui agissent sous des conditions externes invariables. Les phénomènes fondamentaux de l'excitation (effet-déclic, rapport de l'intensité métabolique entre la phase d'action et la phase de récupération, automatismes périodiques, etc.) dérivent donc d'un même principe, à savoir que les systèmes organiques, loin d'être activés seulement par un agent externe, le stimulus, sont des systèmes actifs par essence.

Bien que nous n'en soyons encore qu'à l'entrée en matière, nous pouvons dire que sous l'impulsion des principes directeurs du système ouvert et de l'état stationnaire, les grandes provinces du métabolisme, de la morphogénèse et de l'irritabilité commencent de se fondre à l'intérieur d'une sphère théorique unitaire, situation dont les répercussions tombent sous le sens.

L' « homogénéisation » de la réalité, c'est-à-dire la réduction de phénomènes hétérogènes à des lois unifiées, est une des plus importantes victoires de la physique. Sans aucun doute, les naturalistes du dix-septième siècle durent être effarés lorsqu'il leur fallut admettre que des phénomènes qualitativement aussi divers que la révolution orbitale des planètes, la chute des pierres, l'oscillation du pendule, les marées des océans étaient régis par une loi unique, la loi de la gravitation. Ce ne fut que plus tard, une fois le choc surmonté, que l'unification de disciplines jusque-là autonomes, comme la mécanique et la thermologie convergeant dans la théorie cinétique, l'optique et l'électricité dans l'électro-magnétisme, fut finalement regardée comme la plus grande conquête de la science.

Une démarche identique s'observe dans la biologie

moderne où une foule de phénomènes sont susceptibles d'être envisagés du même point de vue. En certains domaines, il nous est déjà possible d'exprimer les lois qui gouvernent ces phénomènes en termes mathématiques; ailleurs, nous discernons l'existence de lois qui, si nous ne pouvons encore les indiquer que sous forme qualitative, n'en procèdent pas moins du même schème conceptuel. De nombreuses branches de la recherche peuvent être rattachées à une conception unitaire commune, y compris des branches aussi diverses que la bioénergétique, le métabolisme, la croissance et la morphologie dynamique, les lois de l'évolution, l'action des organes sensoriels et du système nerveux, la perception *gestalt* en psychologie, et caetera.

La nouvelle doctrine, en outre, ouvre l'accès aux problèmes centraux du monde vivant, problèmes où, pensait-on, étaient enclos les secrets les plus profonds de la vie.

Revenons une fois de plus à l'expérience dans laquelle Driesch voyait une preuve du vitalisme. L'étrange résultat des manipulations auxquelles il s'est livré sur l'œuf de l'oursin se ramène à la notion d'équifinalité. *Æquus* = semblable, *finis* = fin : est équifinal un événement aboutissant au même but, quel que soit le point de départ et quelles que soient les voies suivies pour atteindre ce but. Hormis certains cas exceptionnels, nous ne trouvons pas d'équifinalité dans les processus physiques; là, une modification de la situation initiale entraîne généralement une modification du résultat final : une machine détériorée ne fonctionne pas comme une machine en ordre de marche; si l'on change l'angle de tir d'un canon, si l'on augmente ou si l'on diminue la charge d'explosif de l'obus, le projectile n'aura pas la même trajectoire, et ainsi de suite. L'équifinalité est, au contraire, une caractéristique importante des processus propres au vivant. On peut, par exemple, faire varier les conditions initiales dans l'expérience de Driesch, travailler au départ sur un germe complet, sur un demi-germe, sur deux germes amalgamés : on obtiendra tou-

jours le même résultat, à savoir une larve normale.

Il est possible de donner à l'équifinalité une expression quantitative dans le cas de la croissance : au terme de celle-ci, les mensurations définitives de l'organisme sont conformes aux caractéristiques de l'espèce, et ce indépendamment du poids de naissance, et même si un régime insuffisant (à condition qu'il ne se solde pas par des dommages irrémédiables), soit qu'il permette simplement à l'organisme de se maintenir, soit qu'il manifeste une carence en vitamines, a provoqué des déviations ou des arrêts temporaires de la croissance.

Alors, l'équifinalité est-elle une preuve du vitalisme? Nous répondons : non.

L'analyse des systèmes ouverts (von Bertalanffy, 1940, 1942, 1950) montre que les systèmes clos ne peuvent avoir de comportement équifinal; c'est pourquoi l'équifinalité ne se rencontre généralement pas dans les systèmes non-organiques. Au contraire, dans les systèmes ouverts où il y a échange de matériaux avec l'extérieur, et pour autant qu'ils atteignent un état stationnaire, on constate que l'atteinte de cet état ne dépend pas de la situation initiale : en d'autres termes, ce sont des systèmes équifinals. L'équifinalité découle nécessairement des processus en jeu dans le système ouvert atteignant un état stationnaire. Puisque ces systèmes sont le siège d'une incessante circulation, puisqu'il y a édification et destruction permanentes des matériaux composants, l'état stationnaire qui est finalement atteint ne dépend pas des conditions initiales auxquelles est soumis le système : il dépend uniquement du rapport établi entre l'importation et le rejet, l'édification et la dégradation. Autrement dit, l'état final repose, non pas sur les conditions initiales, mais sur les conditions propres au système et qui déterminent le rapport que nous venons de mentionner. Par exemple, suivant cette théorie, la croissance d'un animal peut se définir comme la résultante des processus cataboliques et anaboliques antagonistes qui se poursuivent sans interruption dans son organisme. Le catabolisme des matériaux architecturants est

fonction du volume du corps; mais, en ce qui concerne tout au moins le type de croissance animale le plus fréquent, l'anabolisme est, lui, fonction de la surface. Si donc la taille s'accroît sans que change la forme, le rapport surface-volume est modifié aux dépens de la surface, ce que l'on peut facilement se représenter en comparant une boule de pain et un petit pain : ce dernier possède proportionnellement beaucoup plus de croûte, c'est-à-dire de surface, que de mie, c'est-à-dire de volume. Il en va de même de la croissance organique. Tant que l'organisme est petit, l'anabolisme, fonction de la surface, surpasse le catabolisme : l'organisme grandit. Cependant, un équilibre finit pas s'instaurer; les matériaux synthétisés ne font plus alors que compenser ceux que le catabolisme dégrade : l'organisme est entré dans un état stationnaire; il est adulte. Toutefois, l'état stationnaire est indépendant de la taille originelle de l'organisme : il est lié au rapport existant entre le catabolisme et l'anabolisme, rapport caractéristique pour chaque espèce. Par conséquent, la même taille définitive est atteinte à partir d'états initiaux différents ou après que l'organisme a subi des privations. Cet exemple, susceptible d'être exprimé quantitativement et d'être calculé, nous permet de tirer une importante conclusion : la « directivité » que nous rencontrons dans les processus vitaux au point qu'on a pu voir en elle l'essence même de la vie, justiciable de la seule interprétation vitaliste, est une conséquence nécessaire de l'état stationnaire — état caractéristique des organismes vivants et conséquence du fait que l'organisme vivant est un système ouvert.

Nous nous sommes bornés dans ce chapitre à esquisser dans leurs grandes lignes et sans faire appel au vocabulaire technique, quelques perspectives qu'offrent la théorie des systèmes ouverts et ses applications à la biologie dont on pourra trouver ailleurs des présentations mathématiques plus systématiques. Mais ce que nous avons dit suffit cependant à montrer que la théorie des systèmes ouverts et son application aux organismes

vivants peuvent nous mener à découvrir des principes de base nouveaux. Et ceci doit être entendu de deux manières.

En premier lieu, la théorie des systèmes ouverts nous permet de formuler des lois exactes auxquelles obéissent des phénomènes aussi importants que le métabolisme, la croissance, la morphogénèse, l'excitation et la perception sensorielle. Ensuite, à partir d'elle, nous sommes à même de deviner les caractères généraux qui semblent différencier de la façon la plus marquée les processus propres au vivant de ceux de la nature inanimée.

Il est passionnant de voir comment la théorie des systèmes ouverts traite précisément des phénomènes qui, parce qu'ils semblaient violer les lois physiques, ont été considérés comme des « preuves du vitalisme ». L'équifinalité, la « première preuve » du vitalisme selon Driesch, apparaît comme le résultat des processus à l'œuvre dans les systèmes ouverts. De la même façon, l'auto-régulation métabolique — le maintien et le perpétuel renouvellement de la cellule grâce au jeu d'innombrables réactions — n'était, croyait-on, explicable que dans l'hypothèse d'un facteur entéléchique (Kottje, 1927). Ce phénomène, à son tour, devient intelligible, dans son principe sinon en ses détails, à la lumière de la théorie des systèmes ouverts. En vertu de la loi classique de l'entropie, les événements tendent naturellement vers un état de chaos caractérisé par un maximum de désordre; ou, en d'autres termes, vers un équilibre thermodynamique marqué par l'interruption de tous les processus. Or, on constate que, chez les organismes vivants, l'ordre est maintenu et l'équilibre évité; du point de vue classique, exprimé par Schrödinger (1946), il n'y a donc qu'une seule explication possible : l'organisme est un système assujetti, non pas aux lois de la thermodynamique, résultant statistiquement du principe du désordre, mais à des lois mécaniques en vertu de l'axiome : « L'ordre est issu de l'ordre ». Néanmoins, Schrödinger sent l'insuffisance d'une conception qui

assimile l'organisme à une « machinerie » ou à une « horlogerie », conception réfutée d'ailleurs par les régulations organiques. Il ne lui reste alors qu'un seul recours : faire appel à un ego « qui supervise le mouvement des atomes ». Il est une autre expression du même argument fondée sur l'anamorphose : selon la loi de l'entropie, les événements évoluent dans le sens d'une dégradation de l'ordre; or, dans le monde organique, c'est la tendance vers un plus grand ordre qui semble se manifester; pour expliquer cette contradiction, Woltereck (1940) invoque les « impulsions directrices d'une vie interne non-spatiale ».

Au contraire, la thermodynamique des systèmes ouverts dégage des points de vue totalement novateurs. De tels systèmes n'ont nul besoin de tendre vers un maximum d'entropie et de désordre, vers l'immobilisme thermodynamique : un ordre spontané, voire un accroissement du degré d'ordre, peuvent y surgir. Une autre question se pose encore : la réduplication co-variante, le fait que les gènes et les chromosomes se divisent mais n'en demeurent pas moins des « touts ». En vérité, Driesch voyait dans ce phénomène la « seconde preuve du vitalisme ». Il est possible que ce soit là une nouvelle conséquence du fait que les systèmes biologiques sont maintenus en état de catabolisme et d'anabolisme. Enfin, la « troisième preuve » de Driesch a pour base l'« action » et l'« assise historique de la réaction » qui lui est liée. Peut-être cela s'expliquera-t-il aussi en appliquant à la mémoire la Théorie des Systèmes (v. p. 260) et en la rattachant à une conception dynamique du système nerveux.

Aussi ne risquons-nous guère de commettre d'erreur en soutenant que ces principes nous conduisent à la racine même des problèmes biologiques fondamentaux.

CHAPITRE CINQUIÈME

VIE ET CONNAISSANCE

Et ce qui flotte et n'est que fluide apparence,
fixez-le par de durables pensées.

GOETHE. *Faust.*

I. LE TOUT ET SES PARTIES

L'affirmation que « le tout est plus que la somme de ses parties » et présente par rapport à ses composants des propriétés et des modalités « nouvelles », la question de savoir si des niveaux supérieurs d'être sont réductibles aux niveaux inférieurs, constituent l'essence de toute théorie « synholistique », c'est-à-dire de toute « conception unitaire du tout ». Nous sommes clairement ici en présence de deux propositions, justes en elles-mêmes, mais antithétiques.

D'un côté, chacun des systèmes participant à l'ordre hiérarchique (unités physiques élémentaires, atomes, molécules, cellules, organismes, etc.) manifeste des propriétés et des modalités nouvelles, inexplicables par la simple sommation des propriétés et des modalités des systèmes subordonnés. Les propriétés du chlorure de sodium, par exemple, diffèrent de celles de ses deux éléments de combinaison, le sodium (métal) et le chlore (gaz); de même, les propriétés d'une cellule vivante diffèrent profondément de celles de ses protéines constitutives, et ainsi de suite.

D'un autre côté, expliquer les niveaux supérieurs en termes de niveaux inférieurs est justement la tâche de la physique. Ainsi, le nombre de valences d'un atome et, en conséquence, la nature des composés engendrés lorsque cet atome se combine à d'autres, de même que les diverses propriétés chimiques de cet atome, dépendent du nombre d'électrons périphériques disponibles. La

disposition spatiale des atomes à l'intérieur de la molécule explique pareillement la configuration cristalline du composé. Les formules structurales de la chimie rendent précisément compte dans une large mesure de propriétés que l'on considérait comme le prototype même de la « non-sommativité », telles que la couleur caractéristique des hydrocarbures (formés d'éléments naturellement incolores), leur goût, leur action pharmacodynamique, etc. Aussi en arrive-t-on à s'interroger sur la signification réelle de la « non-sommativité » supposée des niveaux supérieurs par rapport aux inférieurs, à se demander jusqu'à quel point les premiers sont explicables par les seconds.

La réponse est facile : ni les propriétés, ni les modalités des niveaux supérieurs ne s'expliquent par sommation des propriétés et des modalités de leurs composants *considérés isolément*. Toutefois, si nous connaissons *l'ensemble* des composants et les *relations qui existent entre eux*, alors nous pouvons dériver les niveaux supérieurs de leurs éléments de constitution.

Naturellement, la simple addition d'un certain nombre d'atomes (C, H, O et N) par exemple, ne nous donne pas une idée exacte de la molécule résultante : c'est visible dans les phénomènes d'isomérisation où des composés formés d'atomes identiques mais autrement disposés ont des propriétés différentes. Si, par contre, nous connaissons la formule structurale, les propriétés de la molécule sont intelligibles à partir de ses éléments, c'est-à-dire des atomes dont elle est édifiée.

Le même principe joue chaque fois qu'on est en présence d'un « tout ». Si l'on additionne les charges des éléments d'un conducteur, on est dans l'incapacité de déterminer la distribution de la charge pour l'ensemble de celui-ci : elle dépend de la configuration globale du système. Mais si l'on connaît les paramètres significatifs de chaque élément et les conditions limites du système tout entier, la distribution de la charge au sein de celui-ci peut être dérivé de ses « parties ».

Ce sont là affirmations banales. Le truisme selon

lequel, pour connaître un système, il nous faut non seulement connaître ses « parties » mais encore les « relations » existant entre ces parties — selon lequel un système représente toujours un tout, un *gestalt* (v. p. 249) n'est devenu un problème et le point de départ d'une controverse qu'en raison d'une application abusive du postulat mécaniciste à la biologie : on s'est borné à faire entrer en ligne de compte les « parties » en négligeant les « rapports qui les unissent ».

Reste une question qu'on ne saurait mieux illustrer que par quelques exemples. L'atome d'un gaz monoatomique idéal peut d'abord être envisagé, dans le cadre de la théorie mécanique de la chaleur, comme un corpuscule matériel obéissant aux lois de la mécanique. Puis, dans le modèle de Rutherford, il est représenté comme un système satellitaire formé d'un soleil central (le noyau positivement chargé) autour duquel tournent, comme autant de planètes, des électrons négatifs, le système étant contrôlé par des forces électriques en vertu de la loi selon laquelle le nombre des protons doit être égal à celui des électrons. Par la suite, les phénomènes de rayonnement exigèrent l'introduction de la notion d'état quantique, et ce fut le modèle de Bohr. Finalement, lorsque nous en arrivons au noyau, les forces électriques se révèlent insuffisantes. Un proton, en tant que particule libre, est doté d'une charge positive. Or, le noyau, agrégat de protons et de neutrons, est stable bien que les protons qui le constituent, eu égard à leur charge, devraient se repousser réciproquement. Donc, dans la mesure où un proton se trouve dans un noyau, des forces nucléaires sont développées qu'il nous faut interpréter comme des forces d'échange et dont nous devons obligatoirement tenir compte pour comprendre le noyau.

Autre exemple : la chimie classique attribuait à chaque atome un nombre de valences défini, symbolisé graphiquement de la façon suivante :

$$\mathrm{H}-,\quad -\mathrm{O}-,\quad -\overset{|}{\underset{|}{\mathrm{C}}}-,\ \text{etc.},$$

qui étaient saturées lorsque l'atome entrait en combinaison chimique avec un autre. Ces valences primaires nous satisfont effectivement tant que nous avons affaire à des composés chimiques au sens classique. Pourtant, elles sont incapables de rendre compte de la cristallisation, par exemple, des composés macromoléculaires, de la cohésion, etc. D'autres forces intra-atomiques sont ici à l'œuvre : valences secondaires, forces de réseau ou de van der Waals, forces que les théories modernes de l'électron et des quanta expliquent à leur tour. Ainsi, l'inclusion de phénomènes nouveaux au corps théorique de la physique nécessite chaque fois que soit rectifiée et précisée l'image que nous nous faisons primitivement de la réalité : c'est justement en cela que réside le progrès en physique.

Tout phénomène est explicable à partir d'un ensemble pré-établi de lois : tel était l'axiome fondamental de la conception mécanistique en physique et en biologie. C'était là l'idéal laplacéen pour lequel tout événement était réductible à des « mouvements d'atomes », c'est-à-dire susceptible d'être ramené aux lois de la mécanique, considérées comme ultimes; dans cette perspective, l'évolution de la science ne serait rien de plus que l'extension du champ d'application de ces lois fondamentales à tous les ordres de phénomènes.

Le progrès scientifique nous conte en réalité une histoire différente et autrement captivante. Jamais l'électrodynamique n'a été réduite à la mécanique, ni la physique quantique à la physique classique. L'annexion de nouvelles catégories de phénomènes, en particulier les phénomènes d'organisation, est une démarche synthétique au cours de laquelle des disciplines originellement distinctes se fondent en un ensemble intégré. Mais, en général, cette synthèse ne procède ni de la banale mise en œuvre de principes pré-établis, ni d'une simple dérivation des niveaux supérieurs à partir des inférieurs; ces derniers revêtent au contraire des aspects nouveaux dès l'instant où ils sont incorporés à une théorie généralisée.

Ces considérations peuvent s'interpréter soit dans un sens réaliste, soit dans un sens épistémologique. Si l'on se place sur le plan réaliste, on peut dire que tout système recèle en puissance des forces d'un ordre supérieur qui, toutefois, ne s'actualisent que lorsque le système considéré s'intègre dans une configuration de niveau plus élevé : si le proton, par exemple, s'agglutine au noyau, si la chaîne de valences centrales maintenue par les valences « classiques » entre dans la composition d'une micelle de polysaccharide, si une molécule protéique devient partie prenante d'une unité biologique élémentaire à auto-duplication, etc.

Mais cette interprétation réaliste ou métaphysique se méprend sur la signification de la science. Les « forces » ne sont pas des attributs métaphysiques inhérents à certaines configurations physiques : la physique ne fait intervenir des « forces » que dans la mesure où elles s'avèrent nécessaires pour expliquer les phénomènes et les calculer. Elles ont valeur seulement de modèles visualisables. Ce qui importe véritablement, ce sont des relations formelles, c'est le système de lois naturelles que ces « forces » traduisent. Cependant, ce système légiférant tend à l'unification, c'est-à-dire à la dérivation de lois particulières à partir d'un minimum d'hypothèses primaires. Pour atteindre ce but, les hypothèses primaires doivent être continuellement corrigées et refaçonnées au cours de l'évolution de la science.

C'est là un état de choses qu'il nous faut conserver présent à l'esprit lorsque nous considérons le problème qui a donné lieu à tant de polémiques, celui du rapport entre les lois de la physique et celles de la biologie.

II. LOIS BIOLOGIQUES ET LOIS PHYSIQUES

Lorsqu'on discute la « théorie mécanistique » en biologie, on est sérieusement handicapé par l'ambiguïté du terme, dont l'auteur a recensé sept acceptions diffé-

rentes (1932)... et la liste n'est probablement pas close. « Mécanicisme » signifie sans équivoque possible « non-vitalisme » et est par conséquent synonyme de rejet des facteurs non accessibles à l'investigation scientifique que seule une empathie anthropomorphe permet de concevoir. En ce sens, « théorie mécanistique » est équivalent de « science de la nature » et il s'ensuit qu'une biologie scientifique se doit d'être « mécaniste ». Cependant, dès qu'on cherche à approfondir cette définition, les opinions divergent singulièrement. Certains « mécanistes », comme Bünning (1932), admettent comme un fait acquis l'existence de lois biologiques spécifiques. D'autres (Gross, 1930) estiment que la réfutation de la spécificité des lois biologiques est essentielle au mécanicisme, position à laquelle se rallient des anti-mécanistes pour qui le fait de reconnaître à la biologie des lois spécifiques est une option « vitaliste » (Wenzl, 1937).

Il est clair que trois éventualités et trois questions différentes doivent être distinguées ici :

1) Les lois de la physique et de la chimie s'appliquent-elles sans autre forme de procès au domaine que couvre la biologie?

2) S'il n'en va pas ainsi, les lois biologiques peuvent-elles être en dernier ressort réduites aux lois physiques et dérivées d'elles?

3) Les lois biologiques ont-elles la même structure logique que celles de la physique?

La biologie, en tant que *science descriptive*, est évidemment autonome par rapport à la physique et le demeurera toujours en raison du particularisme de son objet. Ni la systématique, ni l'anatomie, ni la morphologie, ni l'embryologie, ni la biogéographie, ni la paléontologie, ni l'anatomie physiologique, ni l'écologie, ni la phylogénie ne deviendront des branches de la physique, même dans un lointain avenir, et ce, non pas en raison d'une indépendance propre aux lois biologiques — la question ne se pose pas en ce qui concerne ces disciplines — mais pour la simple raison que la diversité des formes et des phénomènes est incommensurablement

plus vaste dans le règne du vivant que dans l'univers inanimé. Si, par exemple, la minéralogie descriptive est devenue un appendice de la physique et de la chimie, c'est parce que le sujet est à peu près épuisé, une fois indiquées les propriétés chimiques (pétrochimie), morphologiques (cristallographie) et physiques (physique des cristaux) des minéraux, et que les faits de description pure, comme le recensement des différentes variétés d'agate ou de feldspath, sont relégués au second plan. Mais lorsqu'il s'agit de distinguer le moustique de la malaria, l'*Anophèle*, de l'inoffensif *Culex*, le système circulatoire de la grenouille de celui de l'homme, ou de dresser la phylogénie des sauriens, nous ne pouvons pas écarter la méthode descriptive. Le futur Newton du brin d'herbe dont rêvait Kant disposera peut-être d'une formule lui permettant de dériver les dispositifs ornementaux des ailes de papillon à partir d'un modèle de base par le truchement de l'analyse génétique et de la physiologie du développement. Mais, même alors, il ne s'astreindra pas à calculer dans le détail les ocelles et les mouchetures des ailes des dizaines de milliers d'espèces de lépidoptères : il lui faudrait engager au moins un nombre égal d'assistants pour venir à bout de cette tâche qui serait en définitive inutile. Notre zoologiste hypothétique se verrait lui-même contraint d'user de définitions vernaculaires identiques à celles de nos actuels traités taxonomiques.

Néanmoins, il faut souligner que la procédure non-physique qui a cours en biologie ne se réduit nullement à une monotone description au sens étroit du mot. En fait, la morphologie comparée qui conduit à l'établissement de séries typologiques (crâne chez les vertébrés, élaboration anatomico-physiologique des circuits et des réflexes spinaux, recherches portant sur la phylogénie de l'homme et autres questions similaires dont l'abondance est inépuisable) se fonde sur des notions spécifiquement biologiques (notions de « type », d'« organe », de « série phylogénétique », etc.), ce qui implique que nous introduisons un ordre conceptuel au sein de la

déconcertante multiplicité des phénomènes, exactement comme le fait l'analyse mathématique en physique théorique.

Dans la mesure même où nous défendons la cause d'une biologie exacte, théorique et quantitative, il nous faut faire observer que ce qu'on appelle « lois » dans le domaine des sciences « exactes » ne représente qu'une faible portion du réel. Le plus grand des physiciens qui se lance à la poursuite de son chapeau emporté par le vent ne se soucie pas plus, ce faisant, de la théorie de la chaleur que de la détermination mathématique des capricieux remous de l'air, si convaincu soit-il au demeurant que son couvre-chef obéisse aux principes de la cinétique. Le géographe et le météorologiste ne doutent pas un instant que la formation de l'écorce terrestre et les phénomènes atmosphériques sont assujettis à des lois physiques et ne sont en aucun cas l'œuvre de fantômes entéléchiques; néanmoins, d'innombrables faits relevant de leur spécialité ne sauraient être cernés par une formule : on peut seulement les décrire et l'approximation empirique se substitue ici à la déduction physique. En tant que biomathématicien, c'est avec une force toute particulière que nous insisterons sur le fait que les formes organiques sont soumises à des lois exactes. Nous sommes fort aises de constater que les transformations phylogénétiques du crâne des vertébrés, par exemple, obéissent à la loi de l'allométrie (v. p. 184, 211). Mais, pour cette raison même, nous ne savons que trop bien que le phénomène peut s'expliquer de façon « exacte » dans d'étroites limites seulement. Deux crânes ne se distinguent pas uniquement par de grossiers écarts de proportion, calculables et mesurables; ils se différencient également par une foule de caractères que seul le langage courant peut décrire — parfois même que seul le morphologiste à l'œil entraîné est apte à discerner mais qu'il est à peu près incapable de traduire en mots.

En ce sens, la physique n'« absorbera » jamais la biologie et il est manifeste que la seconde constitue une

« science autonome » par rapport à la première. Cette constatation est absolument étrangère au problème du « mécanicisme biologique » et ne préjuge en rien de la position qu'on peut être amené à prendre à ce propos. Ce dernier problème concerne seulement ces caractéristiques d'ordre général que nous pouvons énoncer sous forme de « *lois* ».

La biologie a tâche de formuler les lois de système ou lois d'organisation valables à tous les niveaux de la biosphère. Ces lois transcendent celles de la nature inanimée de deux façons :

1) Le monde organique présente des *niveaux d'ordre et d'organisation supérieurs*, relativement à ceux du monde inorganique. Déjà, l'architecture des substances organiques macromoléculaires — et c'est encore plus visible à l'échelon des unités biologiques élémentaires, tels les virus et les gènes — nous confronte à des problèmes qui dépassent de loin les lois structurales des composés inorganiques;

2) La complexité des processus chez le vivant est si grande qu'avec les *lois concernant le système organique en son entier*, nous ne pouvons pas tenir compte des réactions physico-chimiques individuelles et sommes obligés d'employer des unités et des paramètres proprement biologiques. Lorsque, par exemple, nous étudions le métabolisme total d'un animal, il nous est impossible de faire état de toutes les réactions intermédiaires, dont le nombre et la complexité sont inconcevables, qui interviennent au cours du procès métabolique : force nous est de nous contenter du bilan global de toutes ces réactions en mesurant la consommation de l'oxygène, la production de l'acide carbonique ou le dégagement de calories. C'est la technique clinique qu'on utilise traditionnellement pour établir un diagnostic par mesure du métabolisme basal.

Il en va de même lorsque nous cherchons à énoncer les lois quantitatives du métabolisme ou de la croissance; là encore, nous devons avoir recours à des paramètres exprimant le bilan d'innombrables processus

physico-chimiques. De la sorte, il est possible de formuler des lois globales exactes et déductibles dans le cadre d'une théorie.

La génétique, elle non plus, ne table pas sur les processus physiques mais, s'appuyant sur des unités biologiques élémentaires, comme les gènes, les chromosomes où sont localisés ces derniers, les populations végétales ou animales où la distribution de caractères facilement identifiables peut s'observer de génération en génération, etc., elle développe un système de lois statistiques, admirables de subtilité et d'exactitude, mais ne participant pas de la « physique ».

La théorie de la dynamique des populations, enfin, est l'une des sphères les plus avancées de la biologie quantitative, tant dans ses aspects écologiques (Volterra, d'Ancona et autres) que génétiques (Hardy, Wright, etc.). Pareille théorie ne peut naturellement s'exprimer en termes d'unités physico-chimiques mais seulement en termes d'individus, organismes ou espèces intéressés. On a d'ores et déjà formulé un nombre considérable de lois de ce type en plusieurs branches de la biologie et tout laisse augurer que leur extension à venir fera de la biologie une science exacte. Ces lois ne sont pas des lois « physiques » puisque les unités auxquelles elles se réfèrent ressortissent exclusivement au domaine biologique, mais partout où leur élaboration a été suffisamment poussée, elles constituent un système théorique dont la structure logique est la même qu'en n'importe quelle sphère de la physique.

L'importance de ces lois quantitatives est manifeste. Les comprendre est en vérité le moyen le plus efficace dont nous disposons pour dominer la nature. Si la technologie moderne a pu se développer, si nous avons pu resserrer notre contrôle sur la nature inanimée, nous le devons à la découverte de lois exactes permettant de prévoir par le calcul les événements futurs. De la même façon, la formulation de lois biologiques exactes élargira toujours davantage notre empire sur la nature vivante.

On a maintes fois prétendu que l'énonciation de lois

quantitatives ramène la biologie à la physique et à la chimie. Est-il vraiment nécessaire de réfuter cet argument? Les mathématiques sont un outil universel et, par conséquent, valable dans tous les domaines, en sociologie et en psychologie aussi bien qu'en physique ou en chimie.

Le traitement analytique et le traitement global des systèmes biologiques sont en quelque sorte complémentaires. Nous pouvons, ou bien isoler les processus organiques et les analyser en termes physico-chimiques — mais le tout nous échappe alors en raison de son extraordinaire complexité; ou bien formuler les lois d'ensemble relatives au système en sa totalité — mais il nous faut alors sacrifier la caractérisation physico-chimique des processus individuels.

La première méthode est la procédure traditionnelle de la biochimie, de la biophysique et de la physiologie. Toutefois, l'expérience prouve que les qualités « vitales » essentielles se soustraient à cette attaque. La littérature biologique répète inlassablement que, malgré une analyse approfondie des facteurs physico-chimiques, le problème biologique proprement dit n'est pas appréhendé et attend d'être « ultérieurement étudié », témoins quelques exemples : prenons les facteurs physico-chimiques de la perméabilité : il ressort des recherches effectuées qu'au niveau de la cellule ils n'expliquent pas pleinement le mécanisme de l'importation et de l'exportation des matériaux, et qu'en plus de la « perméabilité physique », il faut admettre une « perméabilité physiologique » régularisée (Höber) ou une activité « adénoïde » de la cellule (Collander). Pareille notion, qui fait intervenir un facteur de régulation dans les processus physico-chimiques, est ouvertement semi-vitaliste. C'est probablement dans le cadre d'une théorie du système que réside l'interprétation correcte des phénomènes de perméabilité (von Bertalanffy, 1932) : le transport ordonnancé et régularisé des substances au niveau de la cellule métabolique vivante est, semble-t-il, gouverné par l'ensemble des facteurs présents dans le contexte

général de l'organisme en tant que tel. — Pareillement, l'interprétation du protoplasme en termes de chimie colloïdale trouve sa limite lorsque se pose la question de savoir pourquoi le protoplasme est « vivant », c'est-à-dire pourquoi, au lieu d'atteindre à l'équilibre à l'instar des systèmes colloïdaux ordinaires, il se maintient en état stationnaire de flux, de dégradation et de régénération. — Par ailleurs, la connaissance des réactions chimiques individuelles de la cellule et de l'organisme, si approfondie soit-elle, ne nous permet pas de résoudre ce qui est justement la question fondamentale du métabolisme organique, à savoir sa capacité d'auto-régulation, la coordination des processus assurant la permanence à travers le flux des composants. Mais le phénomène devient intelligible, au moins en principe, lorsqu'on envisage l'organisme comme un système réactionnel en état stationnaire. — La recherche moderne a révélé la nature chimique de l'organisateur et des substances hormonoïdes que diffusent les gènes; cependant, automatiquement, le problème du développement et de l'hérédité s'aiguille vers l'autre face du complexe de réactions : l'organisation du substrat de rétro-action où s'élaborent les réponses à l'action de ces facteurs. — Après une masse considérable de travaux de parthénogénèse expérimentale, le véritable problème de l'activation de l'œuf demeure non résolu, c'est-à-dire que nous ne savons toujours pas quel est le rôle réel des divers agents physico-chimiques autres que les changements de perméabilité, d'état colloïdal, d'intensité respiratoire, etc., lorsque s'effectue le stupéfiant exploit qu'est la formation d'un organisme nouveau.

Les considérations de cet ordre ne mettent pas en question la nécessité de la procédure analytique : elle est fondamentale, aussi bien dans le domaine de la recherche pure touchant aux facteurs qui gouvernent les phénomènes biologiques que lorsqu'il s'agit de questions comme celles des enzymes, des hormones, des vitamines, de la chimiothérapie, etc., qui sont de la plus haute importance médicale. Mais ces remarques montrent éga-

lement qu'il est indispensable de parachever l'analyse par l'investigation de l'organisme en totalité et de ses lois globales.

Aussi répondrons-nous à la première question (v. p. 202) en disant que les lois biologiques ne sont pas une simple application des lois physiques, mais qu'elles représentent un corps de lois spécifiques. Il ne s'agit pas de dualisme si l'on entend par là que des forces vitalistes aient un rôle à jouer dans le vivant : il apparaît simplement que les lois biologiques se situent à un niveau supérieur par rapport aux lois physiques.

Et à un troisième niveau, nous trouverons les lois de la sociologie.

Alors se pose la seconde question : les lois biologiques sont-elles en dernière analyse « réductibles » aux lois physiques? La physique tend vers une unification toujours croissante qui, bien qu'elle ne soit nullement achevée, nous laisse en principe espérer que nous pourrons rendre intégralement compte de l'univers physique grâce à un petit nombre de principes ultimes et de lois basilaires. A partir d'une poignée de constantes physiques (quantum d'action de Plank, masses du proton et de l'électron, vitesse de la lumière, etc.) et de lois fondamentales appropriées, on a commencé par dériver la structure de l'atome et la périodicité des éléments; puis, en se fondant sur ces données, la multiplicité des composés chimiques, les cristaux, les corps rigides, etc., jusqu'aux systèmes planétaires et aux galaxies. Il n'est guère douteux qu'on finira par réaliser la fusion de ce qui relève des lois physiques et de ce qui ressortit aux lois biologiques. En effet, si l'on se place sur le terrain de la logique des sciences, la tendance générale est à la synthèse de disciplines autrefois compartimentées et, d'un point de vue empirique, la sphère de la morphologie submicroscopique, des virus, etc., forme un pont reliant la nature inanimée et la nature vivante.

Ce postulat fondamental ne doit cependant pas nous faire oublier qu'il est d'abord nécessaire d'établir les lois des niveaux biologiques en tant que tels. Il est par

ailleurs possible, et la chose a même été démontrée dans une certaine mesure, que le fait même d'intégrer des problèmes et des champs d'action biologiques aboutit à l'extension du système des concepts et des lois de la physique. Il n'est que de se rappeler la généralisation dont a été l'objet la thermodynamique par l'adjonction de la théorie des systèmes ouverts qui semblaient contredire des principes physiques jusque-là tenus pour fondamentaux, comme la tendance au désordre maximum. La chose est d'autant plus remarquable que l'on croyait que la thermodynamique était un domaine entièrement exploré de la physique classique. Aussi, seule l'évolution de la science elle-même montrera de quelle façon une synthèse pourra se réaliser.

Le nombre et la mesure gouvernent la physique mathématique qui se réduit en dernière analyse à des lectures de cadrans. Formuler des lois quantitatives est une tâche aussi importante pour le biologiste et nous avons vu que des lois de cet ordre opèrent jusque dans le domaine des formes organiques, par exemple. Cependant, l'outil mathématique qui permettrait le traitement de toute une catégorie de problèmes spécifiquement biologiques reste encore à créer. Nombreuses sont les questions biologiques parmi les plus importantes qui se posent en termes, non de « quantité », mais de « configuration », de « position » et de « forme ».

En ce qui concerne l'ordre organique hiérarchisé (v. p. 62), par exemple, ce ne sont pas les données quantitatives qui nous intéressent, mais les rapports de subordination, de superordination, de centralisation, etc. Dans les mouvements morphogénétiques, ce ne sont ni le nombre de cellules, ni les relations de quantité et de masse qui comptent, mais les changements affectant la situation relative des cellules entre elles : c'est le cas lorsque les territoires ou « champs » organogénétiques couvrant initialement toute la surface de la gastrula se contractent d'une certaine façon pour occuper une position définie et assumer une forme définie, dans l'embryon, etc. On peut pareillement mesurer

les changements morphogénétiques dans certaines directions de l'espace. Pour autant qu'un processus de croissance différentielle soit à leur source, nous constatons qu'ils obéissent à la simple loi de l'allométrie (v. p. 184). C'est ainsi qu'il est possible d'exprimer les transformations phylogénétiques et ontogénétiques du crâne des équidés au moyen d'une formule commode. Toutefois, les changements morphologiques ne sont naturellement pas unidimensionnels : ils s'accomplissent selon des vecteurs spatiaux diversement orientés; mais là encore la méthode de transformation de d'Arcy Thompson nous met en mesure de les exprimer : si l'on projette le crâne de l'ancêtre du cheval, *Eohippus*, par exemple, selon un système cartésien de coordonnées rectangulaires qu'on déforme ensuite, on passe du crâne d'*Eohippus* à celui du cheval moderne, et des formes intermédiaires correspondant aux différentes étapes phylogénétiques de l'évolution équine apparaissent au cours du processus de transformation. Ce n'est pourtant là qu'un procédé de présentation qui ne nous apprend rien des lois gouvernant cette transformation. Ce que nous souhaiterions connaître, ce ne sont pas les équations de quelques vecteurs mesurables, mais la loi intégratrice qui nous montrerait pourquoi ce fut cette transformation privilégiée qui eut effectivement lieu dans la série évolutionnaire qui, issue d'*Eohippus*, aboutit à *Equus*, alors que le nombre des transformations mathématiquement possibles est infini.

Pour autant que nous puissions le voir, des questions de ce genre relèvent en partie de la topologie et de l'*analysis situs*. D'autres sont liées aux problèmes de la théorie des groupes puisque la question de l'invariance dans la transformation des systèmes d'équations se pose. Il ne nous est pas non plus interdit de penser à des prolongements logistiques : Woodger n'a-t-il pas fait appel à la logique mathématique pour définir certaines notions biologiques? Enfin, il est bien probable que la Théorie Générale des Systèmes (v. p. 260 sq.) contribuera largement au développement de la biologie

dans l'avenir. Tous ces problèmes ont un point commun : ils ne sont pas de nature quantitative. Ce sont des relations d'ordre et de situation qu'ils mettent en jeu.

On assimile communément la « mathématique » à la « science de la quantité », ce qui se justifie tant qu'on se borne à envisager la ligne générale du développement des mathématiques et leurs applications à la physique. Les mathématiques, cependant, au sens large du mot, embrassent tous les systèmes d'ordre déductif et, comme on vient de le voir, l'ébauche d'une mathématique « non-quantitative » est en gestation. C'est en ce sens que différents auteurs (von Bertalanffy, 1928, 1930; Woodger, 1929, 1930-31; Bavink, 1944), rejoints d'ailleurs par un Needham et un Waddington, se sont demandé si une mathématique non-quantitative, une mathématique « *gestalt* » ne pourrait pas se révéler d'un grand intérêt en biologie théorique. Comme l'indique Bavink, ce serait un système mathématique ayant pour fondement, non la quantité, comme c'est le cas de la mathématique traditionnelle si parfaitement appropriée aux besoins de la physique, mais la forme ou l'ordre.

La biologie pourrait s'inspirer de l'exemple de la physique où des champs nouveaux ont souvent dû élaborer l'outil mathématique original qui leur fût adapté, tel le calcul matriciel en mécanique ondulatoire.

> « Quand on pense aux développements mathématiques totalement originaux qui se sont révélés nécessaires au traitement des systèmes physiques les plus élémentaires et qui demandèrent tout le génie des mathématiciens pour être élaborés, il semble assez improbable qu'une simple application des principes banals de la physique et de la chimie-physique suffise au traitement des systèmes les plus compliqués qui soient dans la nature, les organismes. Seule l'étroite coopération des biologistes, des spécialistes de la physique théorique, des mathématiciens et des logiciens permettra d'effectuer la « mathématisation » de la biologie. »
>
> (von Bertalanffy, 1932.)

Nous sommes, certes, encore très loin de ce but; il n'est possible que d'esquisser les tâches qui attendent les biologistes à venir. Que le progrès dépende en grande partie de l'élaboration d'abstractions et de symboles adéquats, c'est néanmoins un fait confirmé par toute l'histoire de la pensée scientifique. Seuls la géométrie analytique et le calcul infinitésimal ont rendu possible le développement de la physique classique. La relativité et la théorie quantique sont liées au développement des géométries non-euclidiennes, de l'analyse sérielle de Fourier, du calcul matriciel, etc. L'invention d'un langage adéquat, les formules, a été le tremplin du progrès en chimie. De même, si la génétique est devenue une science exacte, elle le doit aux ingénieuses abstractions de Mendel et au symbolisme qu'il créa. Par contre, l'absence d'une théorie rigoureuse dans d'autres domaines, tels que la physiologie du développement, provient de ce que ces disciplines n'ont pas encore trouvé les abstractions et la symbolique qui leur sont nécessaires.

Il faudrait donc répondre à peu près ainsi à la seconde question (v. p. 202) : comme il a déjà été expliqué (v. p. 209 et sq.), l'incorporation de nouveaux champs d'investigation à la physique n'est pas, en règle générale, le résultat d'une simple extrapolation à partir de principes pré-établis; dans une première étape, le secteur nouveau se développe de façon autonome et, lors de la synthèse finale, le champ original s'est lui-même élargi. L'essor de la chimie n'a pas été déterminé par l'application des principes de la mécanique newtonienne à l'atome : il y a d'abord eu édification d'un univers original de concepts et de lois, et l'unification a finalement eu lieu parce que l'atome s'était, entre-temps, métamorphosé : cessant d'être simple masse ponctuelle, il s'était converti en système à l'organisation complexe. Le « mécanicisme » biologique présuppose l'existence d'un catalogue définitif des lois physiques qu'il suffirait tout bonnement d'appliquer correctement aux phénomènes de la vie pour expliquer ces derniers. Mais un tel catalogue

n'existe pas; c'est pourquoi nous ne pouvons prédire quelles extensions du système conceptuel de la physique s'avèreront nécessaires avant qu'intervienne la synthèse finale.

La réponse à la troisième question (v. p. 202) sera sans ambiguïté. « Expliquer » est la tâche de toute science. Par expliquer, nous entendons subordonner le particulier au général et, inversement, dériver le singulier à partir du général. Partant, la science est, sous sa forme achevée, un système hypothético-déductif, c'est-à-dire une construction théorique qui permet de dériver d'hypothèses des conséquences expérimentalement vérifiables par l'introduction de conditions particulières. Cela peut s'effectuer jusqu'à un certain point en usant du langage vernaculaire, mais l'ambiguïté des mots, le fait que leur combinaison syntactique ne suit pas toujours les règles de la déduction logique assignent une limite à la précision à attendre de cette méthode. La science ne peut donc parvenir à ses fins que lorsque des symboles au contenu univoque et invariable s'engrènent conformément à une règle du jeu tout aussi univoque. Un tel système porte un nom : la mathématique. En ce sens, Kant avait raison de dire qu'une doctrine de la nature ne comporte de science proprement dite que pour autant qu'elle est mathématique. Les mathématiques ne sont en effet rien d'autre que la forme de rationalisation du réel la plus haute qui nous soit accessible. Pour cette raison, précisément, le formalisme mathématique de la physique moderne, souvent critiqué à cause du caractère non-visualisable de ses modèles, n'est ni un arbitraire ni un faux-fuyant : il exprime une tendance nécessaire à l'évolution de la science. Naturellement, nous ne pouvons dire *a priori* quel type de théorie mathématique conviendra pour refléter la réalité dans le miroir des symboles : c'est à l'expérience seule d'en décider. La physique moderne est, à cet égard, riche en surprises. Newton serait sûrement tombé de son haut si on lui avait appris que les lois fondamentales de la physique ne se présentent pas sous forme d'équations

différentielles à signification strictement causale mais, au contraire, sous l'aspect de matrices et de fonctions probabilistes. Pourtant, quelle que soit la forme que revêtira le système légiférant de la biologie de demain et même s'il comporte des lois dont nous ne pouvons aujourd'hui deviner que vaguement la structure, ce sera un système déductif logique, donc essentiellement « mathématique », et, en ce sens, il aura le même caractère formel que celui de la physique.

III. MICROPHYSIQUE ET BIOLOGIE

Un monde gouverné par de strictes lois physiques se pliant à l'inexorable principe de la causalité — la science ayant pour but suprême de ramener tous les phénomènes psychiques, à un aveugle jeu d'atomes dépourvu et de but, et de sens : tels étaient les fondements de cette conception de l'univers à laquelle le XIX[e] siècle donna sa forme parfaite, la « théorie mécanistique », dont le symbole le plus saisissant est l'idéal laplacéen de l'esprit qui, supposé connaître toutes les lois physiques, serait capable de calculer, pourvu qu'il sache la position et la vitesse des atomes en un moment donné, l'état de l'univers à n'importe quel instant passé ou à venir.

Une des transformations radicales récemment apportées à l'image que la science se faisait de l'univers vient de ce que la physique s'est révélée incapable d'énoncer les lois de la nature de façon rigoureuse et s'est vue contrainte de se satisfaire de lois statistiques.

Cette réorientation s'est accomplie en deux temps. La physique classique avait déjà découvert la nature statistique du second principe de la thermodynamique. Comparée au désordre de l'agitation thermique des molécules, toute énergie dirigée est un état improbable. Le passage d'une forme d'énergie supérieure vectorielle à l'anarchie de l'agitation thermique, c'est-à-dire l'éta-

blissement d'un équilibre thermique, représente donc l'atteinte d'un état plus probable, impliquant une distribution toujours plus uniformisée de molécules dotées d'énergies cinétiques variables. Bien que Boltzmann eût donné la dérivation statistique du second principe, on ne doutait pas que la trajectoire de chaque molécule fût strictement déterminée par les lois de la mécanique; seulement, dans la pratique, compte tenu de la somme énorme des molécules en présence et de leur interaction, force nous est de nous contenter d'une loi statistique définissant le comportement moyen d'un grand nombre de molécules. Cette loi, c'est le second principe de la thermodynamique qui stipule que, quelle que soit la multiplicité des mouvements moléculaires, la tendance générale s'établit dans le sens de l'équilibre thermique.

Toutefois, dans le domaine de l'infiniment petit, on constate des dérogations à la loi de la répartition probable exigée par le second principe. Pour cette raison, on décèle au microscope ou à l'ultra-microscope que les infimes particules des colloïdes et des suspensions manifestent des mouvements browniens, conséquence de la turbulence des molécules ambiantes en état d'agitation thermique; soumises au bombardement capricieux de ces molécules, les particules en suspension sont ballottées en tous sens et leurs incessantes divagations nous donnent en quelque sorte une image amplifiée du mouvement moléculaire. Comme l'avaient déjà fait remarquer Nernst, F. Exner et quelques autres, le second principe n'est pas un cas exceptionnel : toutes les lois physiques sont également de nature statistique.

La théorie quantique représente le stade second de cette évolution et assigne une limite essentielle au déterminisme physique. Au niveau des événements physiques élémentaires, nous nous heurtons à deux faits fondamentaux et mutuellement liés. En premier lieu, alors qu'il y a dans les processus macrophysiques une apparente continuité (c'est-à-dire que l'énergie mécanique, lumineuse, électrique, etc., peut se déplacer en

doses arbitraires), une limite existe pour les événements physiques élémentaires. Un atome, par exemple, ne peut émettre ou absorber n'importe quelle dose arbitraire d'énergie lumineuse : l'émission ou l'absorption se fait par unités élémentaires. De deux choses l'une : ou l'atome émet (ou absorbe) l'énergie totale d'un quantum lumineux — ou rien ne se passe.

En second lieu, il est, pour des raisons de principe, impossible de donner une description déterministe des événements physiques élémentaires. La désintégration radio-active illustre clairement cet axiome. Par une sorte de processus explosif, le noyau d'un atome de radium émet une particule α et se convertit ainsi en radon. Si nous disposons, disons d'un milligramme de radium, nous pouvons prédire qu'au bout de quelque quinze cent quatre-vingt-dix ans, la moitié de cet agrégat d'atomes innombrables aura été désintégrée. Nous sommes toutefois incapables de dire si tel atome particulier sera désintégré dans la minute à venir ou survivra un millénaire et plus. Serions-nous même en mesure de déterminer l'état du noyau à chaque instant, il nous serait fondamentalement impossible de prévoir à quel moment cet atome se désintégrera. En effet, si une détermination causale intervenait dans ce processus, la désintégration dépendrait du vieillissement de Fotome, de facteurs extérieurs comme la température, etc. Or, il n'en est rien. La seule prophétie que nous sommes à même de faire est que, pour un nombre donné d'atomes, il s'en désintégrera un pourcentage constant par unité de temps.

Selon le témoignage de la physique moderne, nous pouvons donc faire des prévisions rigoureuses touchant les événements macrophysiques, c'est-à-dire les événements mettant en œuvre un nombre virtuellement infini d'unités physiques élémentaires car, dans ce cas, il y a nivellement des fluctuations statistiques. C'est la raison pour laquelle les lois de la physique classique, celles de la mécanique par exemple, semblent revêtir un caractère strictement causal ou déterministe. Par

contre, nous ne pouvons pas prédire de façon univoque l'évolution des événements microphysiques qui concernent les unités élémentaires individuelles : dans ce cas, nous pouvons seulement énoncer une probabilité statistique. Les lois qui s'appliquent ici définissent le comportement moyen de nombreuses particules élémentaires; celui d'une unité distincte ne peut être décrit autrement que par l'indication d'une certaine probabilité.

Telle est, très schématiquement tracée, l'opposition entre le déterminisme, c'est-à-dire la causalité rigide des lois de la physique classique, et l'indéterminisme, c'est-à-dire le caractère statistique des lois de la physique moderne. Quelle signification cette réorientation fondamentale a-t-elle pour la biologie?

L'organisme vivant est constitué par un nombre inconcevablement élevé de molécules et d'atomes, de l'ordre du quadrillion. Il est donc clair que pour la majorité des phénomènes biologiques (métabolisme, croissance, morphogénèse, la plupart des phénomènes d'irritabilité, etc.), ce sont des lois déterministes du même type que les lois de la physique classique qui doivent s'appliquer.

Mais certains phénomènes biologiques pourront faire exception. Dès 1927, avant même qu'eût été formulée la relation d'Heisenberg, base de l'indéterminisme physique moderne, l'auteur de ces pages avait soulevé la question de l'« incidence de la révolution en physique sur la biologie ». En 1932, il indiquait qu'on devait envisager comme possible que « les événements microphysiques dont l'organisme est le siège s'étendissent à des zones plus vastes du système considéré, ce qui aurait pour effet des violations de la probabilité physico-statistique ». Développant la même idée, le physicien Pascual Jordan avança une « théorie de l'organisme amplificateur » en vertu de laquelle les événements microphysiques intéressant des centres directeurs, les gènes, par exemple, sont l'objet d'une amplification se traduisant par des macro-effets à l'échelle des systèmes organiques.

Des physiciens comme Bohr, Schrödinger et d'autres encore ont émis des hypothèses analogues. Nous pouvons ici faire entrer en considération les deux types d'indétermination physique : les fluctuations « classiques » de la théorie cinétique et l'indéterminisme du quantum d'action physique. Les recherches montrent que les événements microphysiques sont effectivement décisifs pour certains processus biologiques (Jordan, 1947; Schrödinger, 1945; Timoféeff-Ressovsky, 1937; Timoféeff et Zimmer, 1947).

Le premier champ d'action — et le plus important — de ces processus est la génétique de rayonnement élaborée par l'école de Timoféeff-Ressovsky, c'est-à-dire le procédé consistant à provoquer des mutations en faisant agir des radiations de courte longueur d'onde (rayons X, émission de radium ou de neutrons). Ces recherches ont abouti à la « théorie de l'impact » (« *hit theory* »). On peut comparer les effets du rayonnement sur les objets biologiques à ceux du bombardement d'un matériel sensible. Une radiation est une émission discontinue d'unités d'énergie, les quanta. Comme le montre l'analyse mathématique des expériences, un seul quantum suffit à causer une mutation s'il heurte la zone sensible d'un gène. L'induction des mutations est par conséquent soumise aux lois statistiques de la microphysique, mais l'organisation du système vivant amplifie ces événements microphysiques en macro-effets : une mutation induite par rayonnement se manifestera donc à un niveau macrophysique — ce sera par exemple une variation héréditaire de la forme de l'aile ou de la couleur de l'œil chez les descendants d'une mouche du vinaigre irradiée.

Un autre domaine où le rôle directeur des événements microphysiques semble démontré en biologie est celui de la destruction des micro-organismes. Lorsqu'on irradie une culture de bactéries ou qu'on la traite par un désinfectant, toutes les cellules ne sont pas tuées en même temps. La façon la plus simple d'expliquer le fait serait d'admettre que chaque cellule possède sa suscep-

tibilité propre à l'égard de l'agent nocif. En ce cas, la susceptibilité des cellules et, par conséquent, leur temps de résistance à la mort, devrait pouvoir se représenter par une courbe de Gauss, une forte majorité d'individus présentant une sensibilité et un temps de survie moyens, et un plus petit nombre d'entre eux une susceptibilité très faible ou très élevée, et des temps de survie par conséquent respectivement prolongés ou réduits. Or, la courbe représentative de la destruction bactérielle est en réalité une exponentielle, comparable à celle de la désintégration des atomes de radium (v. p. 217). Autrement dit, le nombre de cellules tuées par unité de temps est simplement proportionnel au nombre total des cellules présentes. C'est la preuve que la destruction est gouvernée par le hasard : elle est consécutive au « coup au but » dont le point d'impact correspond à une zone sensible.

Von Bertalanffy a suggéré (1937) que des phénomènes microphysiques devaient peut-être entrer en ligne de compte dans un troisième domaine. Si l'on soumet un animal à un stimulus dirigé, comme une source lumineuse, il en résulte des mouvements d'orientation : il s'oriente vers la source ou s'en éloigne, selon qu'il réagit positivement ou négativement au stimulus. Par contre, en milieu homogène, dans l'obscurité ou sous une illumination diffuse par exemple, le sujet développe généralement des mouvements « spontanés » dont la direction et la vitesse varient irrégulièrement, et ce en l'absence de tout stimulus externe reconnaissable. Il serait séduisant pour expliquer cette conduite d'admettre que, faute de repères optiques permettant l'orientation, l'animal est incapable de transmettre à ses deux appareils locomoteurs latéraux des impulsions d'intensité égale. Plus la différence entre l'excitation communiquée au côté droit et celle communiquée au gauche sera grande, plus la trajectoire s'infléchira vers le côté dont l'activité sera la moindre. Les changements désordonnés de la trajectoire prouvent que les écarts par rapport au trajet rectiligne ne sont pas imputables à des états mor-

phologiques permanentes, une asymétrie latérale par exemple, mais proviennent des fluctuations physiologiques du système nerveux. On sait que des décharges anarchiques de courants d'action ont lieu au niveau des centres, même si ces derniers ne sont pas stimulés, ce qui est l'indice d'états excitatoires spontanés. Aussi sommes-nous fondés à supposer que des impulsions spontanées ayant leur source dans les processus métaboliquesininterrompus ébranlent le système nerveux central de l'animal. Peu nombreuses, elles seront irrégulièrement distribuées aux deux moitiés de l'organisme : d'où les caprices du mouvement. Si, par contre, on fait agir une stimulation externe, comme une source lumineuse, une moitié du corps subira une excitation franchement plus intense que l'autre : la trajectoire sera alors rectiligne. Mais, même dans ce cas, on observe des modifications dans la direction et la vitesse qu'on ne peut attribuer aux stimuli externes et qui ont peut-être pour cause des fluctuations excitatoires spontanées des centres nerveux.

Il est donc très vraisemblable que nous devions faire place aux micro-événements dans certains phénomènes biologiques. Mais ne croyons pas pour autant que la solution du « problème de la vie » pourra être élucidée, ni de cette façon, ni, en tout état de cause, en en appelant à un quelconque facteur isolé. Il nous faut plus que tout nous méfier de l'analogie dont on fait si souvent état entre l'indéterminisme physique et le libre arbitre : ce sont là des problèmes situés à des niveaux totalement différents. L'indéterminisme physique soutient que les lois physiques peuvent seulement exprimer le comportement statistique de collectivités : elles ne sauraient rendre compte du comportement des individus. Quant au libre arbitre, notion éthique, il ne signifie pas que les événements ont lieu statistiquement au hasard, mais qu'ils sont assujettis à une norme; dans une situation donnée, l'action n'est pas fortuite mais déterminée par un principe moral : tel le sens profond du libre arbitre. Prétendre que le libre arbitre s'insère dans les lacunes

de la causalité physique, c'est en revenir à une hypothèse du même ordre que le postulat d'une entéléchie dirigeant les événements matériels. Nous ne pouvons la réfuter en apportant la preuve rigoureuse qu'il n'existe aucun facteur entéléchique dans le monde organique; nous sommes en effet dans l'incapacité de faire des prédictions laplacéennes dans le domaine de l'organique : comme nous n'appréhendons pas pleinement la configuration physique de l'organisme, il est toujours possible — même si l'on s'en tient au déterminisme classique — de combler les lacunes de nos connaissances en postulant l'« intervention » de quelque facteur vitaliste. De même, ne pouvons-nous réfuter par des arguments scientifiques l'hypothèse d'un libre arbitre déterminant les micro-événements et échappant au déterminisme statistique des lois physiques.

Toutefois, l'une et l'autre assertions ne sont que *metabasis eis allo genos* pour cette raison que les événements physiques et l'expérience psychologique sont situés à deux niveaux différents du réel. La physique est exclusivement concernée par les phénomènes objectifs et leurs lois; l'interférence de facteurs psychiques dans les événements physiques — que l'on entende par là une impulsion orientatrice appliquée aux atomes matériels selon l'interprétation classique ou une intervention dans les micro-événements selon l'interprétation moderne — est une affirmation qui sort du cadre de la physique. On tentera dans un autre contexte d'exposer du point de vue organismique les rapports entre la physique et la psyché, la nature et l'esprit.

IV. LE PROBLÈME MÉTHODOLOGIQUE ET LE PROBLÈME MÉTAPHYSIQUE

L'antithèse entre le mécanicisme et le vitalisme biologiques a une double racine. C'est à la fois un problème méthodologique et un problème métaphysique.

Le problème méthodologique est celui de la détermi-

nation des principes et des lois à appliquer pour expliquer les phénomènes biologiques. Nous en avons discuté en détail dans les chapitres précédents; c'est là une discussion qui n'est pas inutile puisque la question des rapports entre la physique et la biologie, entre la nature inerte et la nature animée appartient aux problèmes fondamentaux qui se posent à la pensée scientifique et auxquels chaque époque doit apporter sa propre réponse. Il nous paraît cependant judicieux de reproduire ici une mise en garde prononcée en une autre occasion (von Bertalanffy, 1932) :

> « La controverse engagée pour savoir si, oui ou non, les lois biologiques se ramèneront en dernière analyse à celles de la physique — controverse qui a largement alimenté la prétendue « biologie théorique » — semble quelque peu stérile; car, comme le dit la maxime, il ne faut pas vendre la peau de l'ours avant de l'avoir mis à mort. Ce à quoi vise la conception organismique est en réalité beaucoup plus fondamental qu'une prophétie à long terme, douteuse et négative : c'est un programme de recherches positif pour l'immédiat qu'elle vise à établir. Elle montre que l'explication physico-chimique des processus organiques considérés isolément, à peu près la seule proposée jusqu'ici, ne contribue en rien à élucider la nature de la loi ordinatrice qui métamorphose ces processus en phénomènes biologiques; et que la tâche centrale de la biologie, tâche que la biologie « mécanistique » n'a qu'à peine effleurée, consiste à découvrir les lois de système de l'organisme. »

Par ailleurs, se pose le problème métaphysique : les événements qui se produisent dans l'univers, y compris les événements biologiques, sont-ils déterminés de façon univoque par les unités physiques ultimes et les forces qu'elles développent conformément aux lois de la nature? Ou bien d'autres éléments de la réalité, de nature finalement psychique, sont-ils à l'œuvre chez le vivant pour diriger le jeu des particules?

C'est là une question dépourvue de sens. En effet, les termes de l'alternative procèdent l'un et l'autre du mécanicisme physique classique et, à la lumière de la physique et de l'épistémologie modernes, ni l'une ni l'autre de ces notions n'est solide. Le cours de l'univers est-il déterminé de façon « univoque » par les unités physiques ultimes? Question qui perd toute consistance puisqu'on ne peut y répondre ni par la négative ni par l'affirmative si les événements physiques ultimes sont, pour des raisons de principe, inaccessibles à une détermination totale. Les « lois de la nature » ne représentent plus la manifestation de forces qui ne sont qu'une forme de l'anthropomorphisme, qu'on voie en elles des agents causatifs ou finals — les forces causatives étant à l'image de l'impulsion que je communique à une chose, les finales ayant pour modèle nos actes volontaires. Les lois de la nature sont pour la physique moderne l'expression symbolique des relations formelles existant entre les phénomènes. Ce sont en dernier ressort des constats statistiques concernant le comportement de certaines collectivités, non les facteurs causatifs du déroulement des événements. Enfin, les unités physiques ultimes ne sont pas des « atomes matériels » ayant une réalité métaphysique : elles peuvent être seulement décrites de façon formelle sous forme mathématique, et la physique ne nous dit rien de leur « nature intime ».

Ainsi, l'antagonisme entre le mécanicisme métaphysique et le vitalisme devient un pseudo-problème, ses prémisses, à savoir le dualisme métaphysique opposant la matière inerte en tant que réalité métaphysique à un agent directeur psychoïde, reposant sur une conception périmée de l'univers physique.

On a dit parfois que l'organicisme n'apporte pas de solution véritable au conflit mécanicisme/vitalisme. En fait, l'organicisme échappe à l'alternative traditionnelle. Le « mécaniste » qui souhaiterait réduire les phénomènes vitaux à la physique et à la chimie y trouve une inquiétante référence à des lois et des configurations transcendant la physique et la chimie où il discerne un relent

de vitalisme. Le « vitaliste », lui, considère ces lois biologiques *spécifiques comme mécanicistes* car, issues des lois physico-chimiques, elles ne diffèrent pas de ces dernières dans leur structure logique. En réalité, le propre de l'organicisme est de surmonter la contradiction mécanicisme/vitalisme en se situant à un niveau supérieur. Les lois spécifiques qui régissent l'état vivant, niées par les mécanicistes, considérées par les vitalistes comme extra-scientifiques, deviennent dans l'optique organismique un problème accessible à la recherche scientifique.

Nous voyons donc se dessiner une attitude méthodologique nouvelle. La méthode organismique consiste à découvrir et à formuler de façon exacte les lois des systèmes organiques considérés dans leur totalité. Le mot « exact » est pris au sérieux, dans l'acception qu'il a en physique. C'est, comparée à l'investigation des phénomènes isolés (bien que cette dernière méthode soit indispensable et doive être poussée aussi loin que possible) une maxime de recherche neuve qui a déjà fait preuve de son efficacité en bien des domaines.

En ce qui concerne le problème philosophique dans la mesure où il se pose, l'organicisme dit tout ce que la recherche scientifique est en droit d'énoncer. La science ne fait pas d'hypothèses quant à l' « essence » des choses et, par conséquent, à la question de savoir s'il y a une différence « essentielle » entre le vivant et le non-vivant, elle ne donne pas de réponse. En réalité, l'alternative mécanicisme/vitalisme n'est pas une querelle entre deux explications scientifiques, l'une essayant de rendre compte de la vie par le physico-chimique, l'autre en faisant appel à des lois spécifiques d'un autre ordre. Le véritable différend est celui qui oppose l'explication scientifique à l' « intuition » (*understanding*) anthropomorphique. La science se borne à décrire et expliquer les phénomènes objectifs, « expliquer » signifiant insérer ces phénomènes dans un système théorique (v. p. 214). Le vitaliste se fixe une tâche différente : ce qu'il cherche, c'est à comprendre la « nature intime » des choses en l'interprétant à l'image de notre propre expérience inté-

rieure. L'interprétation psychique du réel est susceptible de trouver dans le cadre de la métaphysique la place que la science ne peut se voir concéder. Ce n'est plus alors une explication scientifique mais l'expression inspirée d'un sentiment mythique, une métaphore et une allégorie de l'ineffable.

C'est une situation hybride, à mi-chemin de la science et de la poésie, qui a sapé le vitalisme. Cherchant la totalité organique, non dans la nature objective mais dans un principe vital transcendant, il n'offre aucune assise à la théorie biologique. Par ailleurs, il mutile l'intuition métaphysique en la rationalisant et en tentant de l'introduire dans le domaine de la science en tant qu'agent causal. Cette vue mythique et métaphysique de la réalité peut être fondé ou illusoire — elle n'est en tout cas pas objet de science.

V. LA SCIENCE, HIÉRARCHIE DE STATISTIQUES

Les lois de la nature sont toutes d'essence statistique. Ce sont des constats relatifs au comportement moyen de collectivités. La Science se présente dans son ensemble comme une hiérarchie de statistiques.

A un premier niveau, nous trouvons la statistique microphysique. Un traitement déterministe des événements microphysiques élémentaires est par principe impossible. Comme nous l'avons dit plus haut, les micro-événements interviennent également dans certains phénomèmes biologiques.

Les lois macrophysiques, celles des phénomènes mettant un grand nombre d'unités physiques élémentaires en jeu, forment un second palier. Elles sont, elles aussi, essentiellement statistiques. Toutefois, les fluctuations statistiques étant neutralisées en vertu de la loi des grands nombres, les lois macrophysiques ont une apparence déterministe. Par rapport à la statistique des événements physiques élémentaires, elles se situent à

un niveau supérieur. Par exemple, les lois de la macro-mécanique ou de l'hydrodynamique ne tiennent plus compte des événements physiques élémentaires pour la bonne raison que nous ne pouvons nous occuper de chaque molécule (nous n'en avons d'ailleurs pas besoin : un traitement global du système est amplement suffisant).

Le domaine biologique représente un niveau plus élevé encore. Ainsi qu'il a été expliqué plus haut, nous pouvons d'une part isoler les processus individuels et les définir en termes de physique et de chimie; d'autre part, énoncer les lois biologiques générales s'appliquant au système pris en bloc en renonçant à déterminer les innombrables processus physico-chimiques à l'œuvre dans ce système.

Enfin, il y a les lois qui s'appliquent aux unités vitales supra-individuelles. Il nous est possible de formuler, par exemple, les lois de l'accroissement démographique d'une biocénose (v. p. 79) ou celles de l'incidence de la mortalité pour une population humaine. Des lois de ce type sont à la base des statistiques d'assurances : elles revêtent donc une grande importance pratique et commerciale. Les unités considérées sont ici des organismes individuels, et il est impossible — tout autant qu'inutile — de faire état dans ces lois des processus physiologiques ou physico-chimiques qui travaillent lesdites unités.

Nous pouvons par conséquent établir à chaque niveau biologique des lois exactes et quantitatives qui constituent un système hypothético-déductif. Elles sont à cet égard comparables aux lois de la physique mais s'opposent à ces dernières dans la mesure où elles font entrer en ligne de compte des unités appartenant à un plan supérieur.

Dans cette hiérarchie des statistiques, nous découvrons un phénomène remarquable que nous pouvons définir comme un accroissement du degré de liberté.

Ainsi, les composés chimiques ordinaires sont cernés par des formules structurales qui déterminent de façon univoque le nombre d'atomes ou de radicaux entrant en

combinaison. Cela demeure encore vrai des molécules organiques complexes. Pourtant, à ces formules rigides se substituent des valeurs statistiques lorsque nous avons affaire aux composés macromoléculaires (v. p. 48 sq.). Nous pouvons seulement dire que, par exemple, trois cents sucres résiduels *en moyenne* se combinent dans une chaîne de valences primaires, qu'il y a *en moyenne* une soixantaine de chaînes de valences primaires dans une micelle de cellulose.

Il en va de même des arrangements spatiaux. Les cristaux minéraux sont des réseaux tri-dimensionnels. Dans le règne organique, au contraire, les « méso-formes », c'est-à-dire des arrangements moléculaires à deux dimensions ou à une seule, jouent un rôle décisif. Ils forment, par exemple, les nombreuses structures fibrillaires dont l'importance est capitale dans les processus d'édification de la cellule, des tissus de soutien, des muscles, des nerfs, etc.; dans ces fibrilles, les molécules filamenteuses sont disposées parallèlement à l'axe mais de façon anarchique dans les autres directions.

Des remarques similaires s'appliquent aux processus chimiques. Ici encore, nous constatons que l'accroissement de la complexité va de pair avec l'accroissement du degré de liberté. Dans l'organisme, les processus chimiques opèrent par catalyse : il y a accélération des réactions qui, autrement, seraient lentes ou ne se produiraient pas. Les catalyses simples, comme la combinaison d'un mélange d'hydrogène et d'oxygène en eau, réalisée par l'intermédiaire de la mousse de platine, ne peuvent avoir lieu que dans un seul sens. Mais dans les catalyses plus compliquées, celles qu'emploie la chimie industrielle et, en particulier, celles qui interviennent dans l'organisme vivant, plusieurs réactions sont possibles. C'est ainsi que dans les conditions requises de température et de pression, la combinaison de l'oxyde de carbone et de l'hydrogène peut donner du méthane, de l'alcool méthylique, des alcools supérieurs ou des hydrocarbures liquides; si le nickel est le catalyseur, on obtient exclusivement du méthane; si le catalyseur est un

mélange d'oxyde de chrome et d'oxyde de zinc, on obtient de l'alcool méthylique pratiquement pur, et ainsi de suite (Mittasch, 1935). Dans de tels systèmes où plusieurs types de réactions sont thermodynamiquement possibles, la nature du catalyseur détermine la réaction. L'habileté du chimiste réside dans le choix correct d'un système catalytique approprié au but recherché. De façon analogue, la diversité des voies offertes aux réactions chimiques dans l'organisme est essentielle aux processus physiologiques.

La forme extérieure d'un cristal est l'expression de l'architecture moléculaire déterminée par son réseau. Le réseau cristallin du chlorure de sodium, par exemple, étant un cube en miniature, il s'ensuit que le macrocristal présente, lui aussi, une forme cubique. Les choses se passent de façon très différente pour les formes organiques. Celles-ci sont déterminées en gros mais la disposition de leurs éléments est grandement variable. Rappelons-nous par exemple que la forme d'un *pileus*, prédestiné et caractéristique pour l'espèce, est élaborée à partir d'hyphes s'épanouissant dans toutes les directions et dont l'arrangement ne reflète aucune loi. On peut traduire de la façon suivante la distinction entre les formes inorganiques et les formes organiques : la structure des premières, c'est-à-dire la loi qui préside à leur arrangement interne, est constante tandis que leur aspect extérieur, expression de cette structure, peut varier; la structure d'un cristal, par exemple, est en ce sens déterminée par son réseau, les distorsions que présentent la plupart des cristaux n'étant pas essentielles; au contraire, dans les systèmes vivants, c'est la structure qui est variable et la forme qui est déterminée. Cette dernière fait office de moule que remplissent les cellules selon des modalités, tant numériques que configuratives, d'une considérable diversité. Il est intéressant de noter que les composés macromoléculaires représentent, de ce point de vue également, des intermédiats. Dans les protéines, un « moule » commun peut être le réceptacle d'amino-acides variés. C'est le cas de

la kératine du cheveu, de la myosine contractile des fibres musculaires et du fibrinogène coagulateur du sang qui, en dépit de leurs différences chimiques et physiques, ont une même configuration moléculaire (Astbury, 1945). L'action chimiothérapeutique des sulfamides dépend probablement d'une similarité structurale entre leurs molécules et les molécules des substances assurant la multiplication des bactéries; les premières peuvent donc se substituer aux secondes et, par là, bloquer la croissance et la reproduction bactérielles.

L'accroissement du degré de liberté se manifeste encore d'une façon particulière dans l'équifinalité. Alors que, dans le cas des systèmes clos, l'évolution vers l'état final est déterminée par les conditions initiales, le même état final peut, dans les systèmes ouverts, être atteint de diverses façons.

Nous trouvons, enfin, dans l'évolution phylogénétique et historique un phénomène comparable. Certaines lois globales paraissent fixées; leur réalisation est cependant fonction du hasard dans chaque cas particulier : elle repose ici sur l'apparition de mutations appropriées, là sur le rôle de personnalités marquantes.

Ainsi, dans la hiérarchie des statistiques, plus nous accédons à des niveaux élevés, plus le degré de liberté semble croître. Cette liberté n'est pas celle de l'indétermination des événements physiques élémentaires, mais exprime le fait que les processus considérés en leur totalité obéissent à des lois précises, bien que le cours des événements individuels puissent emprunter des voies différentes.

CHAPITRE SIXIÈME

L'UNITÉ DE LA SCIENCE

Aristippus philosophus Socraticus, naufragio cum ejectus ad Rhodiensium litus animadvertisset geometrica schemata descripta, exclamavisse ad comites ita dicitur : Bene speremus, hominum enim vestigia video.

VITRUVIUS. *De architectura.*

In Xanadu did Kubla Khan
A stately pleasure-dome decree,
Where Alph, the sacred river, ran
Through caverns, measureless to man
Down to a sunless sea.

COLERIDGE. *Kubla Khan.*

I. INTRODUCTION

Lorsque nous embrassons du regard le panorama que nous offrent les divers champs d'investigation de la science moderne, nous sommes frappés par une spectaculaire et étonnante évolution. Des conceptions et des principes similaires se sont fait jour dans les domaines les plus différents : et pourtant, ce parallélisme idéologique est l'aboutissement de développements indépendants les uns des autres et les chercheurs de chaque spécialité n'ont guère eu conscience de participer à un courant d'idées commun. Les principes de la totalité et de l'organisation, une conception dynamique du réel ont surgi au sein de chacune des provinces de la science. On pourrait longuement énumérer les traits généraux, souligner par exemple qu'on a reconnu le caractère fondamentalement statistique de toutes les lois de la nature et l'antinomie intrinsèque de la réalité; il fallut admettre qu'un schéma conceptuel unique est impuissant à nous donner une image fidèle du réel et que pour arriver à cette fin, il est nécessaire de faire appel à des concepts contradictoires et complémentaires marchant par paires : c'est ce qu'exprime le principe de complémentarité dans la théorie quantique. Sous une forme différente, la complémentarité s'applique probablement aussi à la description des phénomènes biologiques.

Autre notion essentielle : la nature discontinue des événements primaires, qui s'oppose au concept de continuité de la physique classique. En vertu de la théorie quantique, les unités ultimes de la matière sont discontinues et il ne nous est pas possible de pousser le morcellement plus avant. Le mutationnisme est le pendant biologique de la théorie quantique : l'évolution ne procède pas par transitions graduelles mais par bonds discontinus. Ce n'est pas un hasard de l'histoire si la théorie des quanta et celle des mutations, celle-ci étant étroitement liée à celle-là, datent de la même année, 1900. Peut-être nous permettra-t-on d'ajouter que c'est vers cette époque également que fut proposé dans le domaine de la physiologie le principe du « tout ou rien » stipulant que l'activité d'un muscle, par exemple, ou d'un organe sensoriel s'amplifie, non pas graduellement, mais de façon saccadée car, à mesure que le stimulus croît en intensité, des éléments nouveaux, dont chacun fonctionne à son rendement maximum, entrent en action.

II. PHYSIQUE

La physique classique pensait réduire tous les processus naturels à des mouvements d'atomes, particules infimes évoluant dans l'espace conformément aux lois mécaniques de l'attraction et de la répulsion. Non seulement la physique moderne a démontré directement l'existence des atomes, mais elle a encore élucidé leur structure et victorieusement conquis de nouveaux champs d'action : radio-activité, transmutation, libération de l'énergie nucléaire. Cependant, ces développements mêmes ont été la condamnation de la conception mécanistique.

Un des premiers axiomes de la physique mécanistique affirmait qu'il était possible de résoudre tous les proces-

sus physiques en événements locaux distincts. Or, contredisant cette thèse, la notion de totalité s'est avérée indispensable à la physique moderne. Il est exclu, en vertu du principe d'incertitude d'Heisenberg, qu'on puisse déterminer simultanément la position d'un électron et sa trajectoire. Si l'on veut connaître sa position, il faut l'illuminer; mais cela signifie qu'un quantum lumineux vient le frapper, ce qui modifie sa force vive : donc, plus sa position sera connue avec exactitude, plus sa trajectoire nous demeurera imprécise, et vice versa.

La première conséquence de cet état de fait est qu'un déterminisme rigoureux est une impossibilité dans la sphère de la microphysique (v. p. 215 sqq.), la relation d'incertitude opposant un obstacle infranchissable à une détermination simultanée de tous les paramètres nécessaires. Par ailleurs, d'après la relation d'Heisenberg, on ne peut, dans le cas d'un micro-événement, séparer pour des raisons de principe l'instrument de mesure de l'entité mesurée. La notion de totalité se manifeste donc en microphysique et y a, en fait, une signification plus radicale encore qu'à l'échelle macrophysique; au plan microphysique, il ne s'agit pas seulement de connaître les parties et leurs rapports pour appréhender le tout : au stade des événements élémentaires, une résolution plus poussée s'avère impraticable pour des raisons principielles; on ne peut les aborder que comme des touts.

En second lieu, les principes d'organisation ont une très grande portée pour la physique moderne (March, 1948). Tandis que les lois classiques sont, en dernier ressort, des lois du désordre, ce sont des problèmes d'organisation qu'on trouve au cœur de la physique et de la chimie modernes. Ainsi que l'a démontré Boltzmann, la causalité œuvre dans le sens de la destruction de l'ordre : il ne peut en aller autrement puisque, à mesure que le temps s'écoule, l'agitation thermique abolit irrévocablement et de façon toujours plus radicale l'ordre originel. Pourtant un atome, un atome de mercure, par exemple, avec ses quatre-vingts électrons planétaires

tournant autour du noyau central, conserve intacte son organisation qui conditionne le spectre d'émission de l'atome en question, ses propriétés chimiques, etc., et ce en dépit de l'incessant bombardement que lui font subir les particules ambiantes en état de perpétuelle agitation thermique. Cette stabilité de l'atome et le fait qu'il maintient son organisation malgré les perturbations d'origine thermique, sont imputables à la discontinuité intrinsèque des événements physiques élémentaires, ce qu'établit la théorie des quanta. L'atome ne peut pas adopter des états quelconques : il peut seulement assumer des états discrets ayant des contenus quantiques différents. Si nous les appelons les états 1, 2, 3, etc., l'état 1 représentera l'état fondamental d'énergie minimale, c'est-à-dire l'état d'existence normale de l'atome, et les états 2, 3, etc. seront des états excités auxquels l'atome parvient par bonds si l'énergie suffisante lui est fournie. Pour cette raison, des perturbations trop faibles sont inefficaces et, partant, l'atome est susceptible de demeurer stable pendant une durée illimitée en dépit de l'agitation thermique. Ce n'est qu'en cas d'accroissement de température qu'il atteint par l'intermédiaire d'un saut quantique un état excité.

Des remarques du même ordre s'appliquent à la molécule, au cristal, à l'état solide et même au gène. Ce dernier est une macromolécule d'organisation spécifique et de haute stabilité. Donc, il n'y aura passage à un nouvel état stable, et par conséquent apparition d'une variation héréditaire, que dans des cas relativement rares (collision avec un quantum pour les mutations induites par radiation, fluctuations des conditions thermiques pour les mutations spontanées). C'est là que la théorie quantique de la physique rejoint la théorie mutationniste de la biologie. Une molécule-gène ne peut accéder à un nouvel état de stabilité qu'en accomplissant un saut, pour cette raison que l'énergie ne se transmet pas lorsque son intensité reste en deçà d'un certain seuil : son transport est quantifié. Au plan de la biologie, ce fait nous explique pourquoi le passage d'une race à une

autre n'est pas une transition continue — il s'effectue par bonds (v. p. 133).

La troisième modification fondamentale apportée à la physique moderne est la résolution des structures rigides en structures dynamiques. La physique classique imaginait les atomes comme des corps solides semblables à de petites boules de billard. Pour la physique moderne, ce sont de minuscules systèmes planétaires dont le soleil central est représenté par un noyau formé de particules positivement chargées (protons) et de particules électriquement neutres (neutrons) que ceinture une couronne d'électrons négatifs. Du même coup, la matière se révèle comme un procès, une dynamique. L'opposition entre matière et énergie, patente dans la vie de tous les jours et dans la physique classique, s'évanouit à l'échelon microphysique. L'électron n'est plus un petit corps rigide mais une condensation d'énergie, une onde de matière ou un paquet d'ondes. C'est pourquoi la transformation de la matière en énergie et de l'énergie en matière est possible. Un quantum de radiations gamma (rayons X à haute fréquence) peut se convertir en deux particules jumelles, respectivement positive et négative, un électron et un positron. Inversement, la matière peut se métamorphoser en rayonnement. La loi de la conservation généralisée d'Einstein a unifié les principes classiques de la conservation de la matière et de l'énergie. En outre, les unités physiques élémentaires se comportent, suivant les conditions de l'expérience, tantôt comme des corpuscules, tantôt comme des vibrations ou des ondes. En vertu du principe de complémentarité de Bohr, le corpuscule et l'onde sont des expressions antithétiques, mais également nécessaires et supplémentaires, d'une même réalité physique.

Totalité, organisation, dynamique : on peut tenir ces concepts généraux comme caractéristiques de la physique moderne par opposition à la physique mécaniciste.

III. BIOLOGIE

La tendance marquée par la pensée biologique au cours des dernières décennies à s'orienter vers les « conceptions organismiques », d'autant plus significative qu'elle est devenue pour une large part subconsciente et anonyme, n'est pas un phénomène unique en son genre : ce mouvement est partie de la métamorphose générale qu'ont subi nos conceptions scientifiques.

Nous avons vu l'influence qu'eut sur la biologie la physique mécaniciste : à l'imitation de cette dernière, la biologie se voyait assigner comme fin la réduction des phénomènes de la vie à des éléments et des processus isolés (v. p. 34). Les organismes étaient de la sorte conçus comme des sommes de cellules, leurs fonctions comme des sommes d'actions cellulaires. De même que les événements physiques semblaient sous la coupe des lois du hasard, l'organisation et le fonctionnement de l'organisme étaient tenus pour le produit de mutations accidentelles et de la sélection naturelle. Ces vues correspondaient par ailleurs à des courants idéologiques et des théories économiques. Darwin a, en fait, généralisé la doctrine de Malthus selon laquelle les populations humaines s'accroissent plus rapidement que leurs ressources et l'a appliquée à la nature vivante tout entière. La lutte pour la vie dans le monde organique n'est rien de plus que la libre concurrence défendue au début de l'ère industrielle par l'Ecole de Manchester, adaptée à la biologie. L'utilitarisme biologique était conforme à l'idéologie régnante. La théorie mécaniste de la vie est la parfaite expression du *zeitgeist* d'une époque qui, fière de sa maîtrise technologique sur la nature inanimée, abordait à leur tour les êtres vivants comme des machines.

La prise de conscience des insuffisances de la thèse mécanistique conduisit d'abord au vitalisme qui soutenait que l'agrégat des parties et des structures mécaniques de l'organisme était contrôlé par des agents psychoïdes.

L'inadéquation de l'une et l'autre option une fois reconnue, on en arriva aux conceptions organismiques qui tentent de donner un contenu scientifique au concept de totalité. C'est là une démarche commune que nous retrouvons dans la biologie, la médecine et la psychologie.

Nous avons examiné en détail les notions qui caractérisent la pensée biologique moderne et leurs conséquences en divers domaines. Le concept de totalité, d'abord; il ne suffit pas d'étudier les parties constitutives de l'organisme et les processus individuels : nous devons encore considérer leurs interactions réciproques et les lois qui les gouvernent. Ces lois sont partout présentes, aussi bien dans les phénomènes de régulation post-traumatique que dans le fonctionnement normal de l'organisme. Le concept d'organisation, ensuite; le trait fondamental du monde organique est l'extraordinaire hiérarchie qui se déploie des molécules des composés organiques aux unités biologiques auto-reproductrices, aux cellules et aux organismes pluricellulaires, aux communautés biologiques enfin. A chaque niveau d'organisation s'imposent des lois nouvelles qu'il incombe à la recherche biologique de mettre peu à peu en lumière. Dernier concept, enfin, celui du dynamisme; les structures vivantes ne sont pas en être mais en devenir. Elles sont l'expression de l'incessant échange de matière et d'énergie dont le mouvement traverse l'organisme et l'édifie en même temps. La conception dynamique fournit en de nombreux domaines une base à l'élaboration de lois biologiques exactes; elle se révèle également indispensable à l'intelligence de phénomènes jusque-là tenus pour des énigmes défiant l'explication scientifique, l'équifinalité par exemple.

Bien que beaucoup d'auteurs aient avancé au cours des dernières décennies des points de vue similaires, le signataire de ces lignes s'estime fondé à prétendre que, dans le cadre de la conception organismique qui est sienne et qu'il a développée depuis 1926, il a été le premier à formuler de façon cohérente l'idée nouvelle en tant

qu'hypothèse de travail pour la biologie. La fécondité de cette conception apparaît à travers les multiples conclusions qu'elle permit alors de tirer, et qui ont été vérifiées et parfaites par les recherches ultérieures. Aussi serait-il peut-être fructueux de résumer une fois encore ces développements :

« Beaucoup de chercheurs ont adopté le point de vue organismique et, constatation intéressante, certains d'entre eux venaient de camps opposés. Le biochimiste Needham, par exemple, qui avait élevé de sérieuses critiques à l'endroit des notions holistiques en biologie, devait se rallier plus tard à l'organicisme. La théorie biologique, comme il le dit (1932), est axée sur les problèmes de l'organisation. Alors que pour J. S. Haldane, se référer à l'organisation des systèmes en question est une explication suffisante des problèmes biologiques. L'organicisme selon von Bertalanffy et Woodger a montré la nécessité de rechercher ce que signifie réellement l'organisation. Car l'organisation n'est pas une explication : c'est le problème le plus passionnant et le plus difficile de la biologie. Le reconnaître n'a rien à voir avec le vitalisme. D'un autre côté, Alverdes (1935) dans le cadre de ses recherches sur le comportement animal, se satisfit d'abord d'un point de vue vitaliste et en vint par la suite à l'organicisme. On peut citer comme autant de présentations de la théorie organismique les travaux d'Alverdes (1936), de Bavink (1929), de Canella (1939), de Gessner (1932, 1934), de Tribiño (1946) et d'Ungerer (1941). L'organicisme a été critiqué du côté des mécanicistes par Bünning (1932), Gross (1930) et M. Hartmann (1937); du côté des vitalistes par Wenzl (1938); Bleuler (1931), Burkamp (1930, 1936, 1938) et Linsbauer (1934) l'ont également discuté en se plaçant dans une perspective intermédiaire. On trouve des vues analogues proposées tantôt indépendamment, tantôt en interaction avec nos propres travaux dans les écrits de Bavink (1944),

Bizzari (1936), Brohmer (1935), Dürken (1937), von Frankenberg (1933), H. Jordan (1932), O. Köhler (1930), Needham (1936, 1937), von Neergard (1943), Oldekop (1930), Ritter et Bailey (1928), E.S. Russel (1931), Sapper (1930), Ungerer (1941), Wheeler (1929), Woltereck (1940), Woodger (1929) et d'autes encore. Le physicien Schrödinger (1946) a également abouti à un point de vue voisin : « La matière vivante — alors qu'elle n'échappe pas aux lois physiques jusque-là énoncées — recèle probablement des lois physiques différentes, encore inconnues, qui, cependant, lorsqu'elles seront élucidées, feront partie intégrante de cette science au même titre que les premières », a-t-il dit. Les travaux de Mittasch (1935, 1936, 1938) sur la biocatalyse et la hiérarchie de causalité dans la nature touchent aussi de près à l'organicisme; même observation en ce qui concerne l'œuvre d'Alverdes (1937) et les travaux de l'école de Marburg sur le comportement animal, la discussion de H. Jordan (1941) sur les principes fondamentaux de la physiologie et les thèses de Hirsch (1944) quant à l'histologie dynamique. Dans le domaine de la physiologie du développement, Dalcq (1941) signalait que la conception organismique est celle qui est la plus voisine de la sienne. Sans entrer dans une discussion détaillée, on peut souligner que la tendance générale de la biologie moderne est en harmonie avec l'organicisme et que cette hypothèse de travail se révèle une procédure pratique dans toutes les branches de la biologie.

On ne donnera ici qu'un aperçu sommaire des quelques applications faites par l'auteur et ses collaborateurs et des développements qui s'y rattachent de près. »

Quant au problème de l'*organisation vitale*, l'auteur traçait ainsi le programme des recherches futures en 1932 :

« Il semble que c'est une affirmation des plus arbitraires et qui laisse entièrement dans l'ombre le vrai problème — l'ordonnancement des processus vivants

dans l'organisme — que de dire que la hiérarchie des structures physiques s'achève avec les micelles protéiques, qu'au-delà de cette limite seules s'appliquent les lois du désordre (c'est-à-dire les lois de la distribution probable dans les solutions telles qu'elles découlent du second principe de la thermodynamique) et les lois molaires; l'organisation serait alors soit une simple « mixture », soit une « machine » rigide. Il est plus vraisemblable de penser qu'il existe une continuité depuis les arrangements micellaires dont nous connaissons en partie les lois jusqu'à cet état moins rigide et plus dynamique dont nous ignorons encore les lois et qui a nom : « organisation vitale » du protoplasme et de la cellule. L'organisation du vivant est certainement « non-rigide » et, de plus, elle est « dynamique ». Ici le problème de l' « organisation » rejoint celui de l' « état stationnaire ».

La question se trouva posée avec une vigueur inattendue par la morphologie submicroscopique du protoplasme inaugurée par Frey-Wyssling (1938). Zeiger (1943) a confirmé qu'il était nécessaire d'adopter une notion « dynamique » de l'organisation protoplasmique (v. p. 55). Nos conceptions sur la *Théorie Cellulaire* et ses limitations, développées dans un précédent ouvrage (1932, cf. p. 59 et sq.) recoupe les beaux travaux d'Huzella sur l' « organisation intercellulaire » (1941). Aux niveaux supérieurs d'organisation, la conception dynamique qui envisage l'organisme comme une hiérarchie de processus s'effectuant à des vitesses différentes, formulée par von Bertalanffy et Benninghoff (1935, 1936, 1938), surmonte l'apparente opposition entre la *structure* et la *fonction*. Le concept d'*homologie* a été défini à nouveau d'un point de vue dynamique et organismique (von Bertalanffy, 1934). Les considérations sur l'*individualité organique* de von Natzmer (1935) correspondent presque littéralement à nos propres formulations. Lugmayr (1937) a discuté cette dernière notion du point de vue de la philosophie thomiste.

Les idées de la biologie organismique se sont aussi révélées utiles pour l'écologie. Lemmel (1939) a tiré le principe de la « forêt permanente » (*dauerwald*) en *sylviculture* de la notion organismique selon laquelle la forêt est une biocénose se maintenant à travers le changement des individus qui la forment, exemple intéressant qui nous montre que l'organicisme n'a pas simplement une valeur théorique mais est susceptible d'applications pratiques et économiques importantes. Vanselow (1943) soutient lui aussi que les idées modernes en sylviculture confirment les données de la biologie organismique. La notion de l'*umwelt* (ambiance des organismes) dans le cadre de la biologie générale a été définie par H. Weber (1938, 1939) sur une base organismique. En introduisant ce terme, von Uexküll a mis l'accent sur un seul aspect des relations existant entre l'organisme et le milieu, à savoir les réactions aux stimuli sensoriels. Son concept de l'*umwelt* se limite donc à la physiologie sensorielle et est, en fait, pseudo-psychologique. Pour Weber, le concept d'environnement doit recevoir une définition plus large. Il représente à ses yeux la totalité du système d'influences agissant sur l'organisme, système qui dépend de l'organisation spécifique de l'organisme et rend en même temps sa persistance. Par conséquent, l'*umwelt* ne comprend pas seulement les facteurs pouvant agir comme stimuli : il englobe l'ensemble des conditions nécessaires au maintien de l'organisme.

Par ailleurs, la notion d'*umwelt* biologique cesse d'être valable lorsqu'on vient au comportement humain.

Mais, à mesure que progresse la science — toute-puissante activité humaine — intervient un processus de « dé-anthropomorphisation »; c'est-à-dire que les qualités et les catégories qui dépendent précisément de l'organisation spécifique de l'appareil perceptif de l'homme sont progressivement éliminées (von Bertalanffy, 1937). Cette thèse se rapproche beaucoup de la critique élevée par Gelhen (1940) touchant l'application du concept de l'*umwelt* de von Uexküll au comportement

humain; pour Gehlen également, ce concept est indéfendable en ce qui concerne les activités culturelles de l'humanité. La question de la singularité de l'homme a également été discutée par von Bertalanffy (1938).

La théorie des *systèmes ouverts* conduit à des problèmes nouveaux et à des solutions nouvelles dans les domaines de la physique, de la chimie-physique aussi bien que de la bioénergétique et la physiologie (v. p. 170 et sq.). On a déjà mentionné les travaux de Prigogine et Wiame (1946), Prigogine (1947), Reiner et Spiegelman (1945), Skrabal (1947) et autres. Dehlinger et Wertz (1942) ont appliqué cette théorie aux *unités biologiques élémentaires* (virus, gènes) considérées comme cristaux uni-dimensionnels en état stationnaire; un modèle plus détaillé a été proposé par von Bertalanffy (1944, cf. p. 53).

Dotterweich (1940) a présenté une étude de l' « équilibre biologique », bien qu'il ait donné une interprétation un peu trop large de cette notion et y ait ainsi inclus des phénomènes de nature disparate. Sa conception demeure donc dans une grande mesure formelle. Dotterweich énumère trois champs d'application de la notion de l' « équilibre biologique » :

1° La loi morphologique de l' « équilibre des organes » (Geoffroy Saint-Hilaire, Gœthe);

2° L'équilibre biocénotique (Escherich, Friederichs, Woltereck et autres);

3° La conception physiologique de l'organisme comme équilibre dynamique ou état stationnaire (von Bertalanffy).

De ces trois notions, c'est la dernière qui nous apparaît comme fondamentale. L' « équilibre des organes » peut en effet s'interpréter comme un état stationnaire atteint par l'organisme au cours de la croissance allométrique (v. p. 184). Les équilibres biocénotiques, d'autre part, représentent des états stationnaires, assumés toutefois, non par des entités physico-chimiques, mais, à un niveau supérieur, par des unités supra-individuelles. Spiegelman (1945) a développé une théorie

quantitative de la concurrence, de la régulation, de la dominance et de la détermination dans la morphogénèse à partir d'une généralisation de la cinétique des systèmes ouverts (comparable à notre propre « Théorie des Systèmes ») et du principe du gradient.

La conception de l'organisme comme système ouvert aboutit à la *morphologie dynamique* (von Bertalanffy, 1941), c'est-à-dire à l'interprétation des formes organiques comme produit d'un flux ordonné de processus. Ceci permet une intégration des méthodes et des notions morphologiques et physiologiques, et pave la route menant aux lois quantitatives du *métabolisme*, de la *croissance*, de la *morphogénèse* et de leurs corrélations. On a cité plus haut (v. p. 184) la liste des problèmes traités par l'auteur et son groupe; des résumés plus détaillés en ont été donnés ailleurs. Klatt (1949) s'est livré à une importante discussion de la morphologie dynamique. Il fut un des premiers (1921) à appliquer la méthode quantitative à la croissance relative et à introduire la loi maintenant connue sous le nom de loi d'allométrie. Dans cette publication récente, il a examiné la signification, la portée et les limites de l'analyse quantitative des formes organiques.

On a déjà noté (v. p. 162 sq.) l'harmonie existant entre les derniers résultats expérimentaux et les conceptions relatives à la *fonction du système nerveux* dérivées théoriquement de la conception organismique.

La science médicale a connu une évolution franchement parallèle à celle de la biologie. La *Pathologie Cellulaire* selon Virchow visait à réduire la maladie à des désordres cellulaires. Virchow rejeta des concepts comme celui de constitution auquel la médecine moderne attache de nouveau une telle importance, pour cette raison, précisément, qu'ils partaient de l'hypothèse que l'organisme formait un tout, idée fausse à son avis. Il est cependant évident que la médecine moderne s'oriente vers l'organicisme; l'endocrinologie, la théorie des types de constitution sont des exemples de médecine organismique.

En fait, l'organicisme fut accueilli par la médecine

comme une « victoire libératrice ». H. Zimmermann (1932) fut probablement le premier, d'après von Neergard (1943), à se rendre compte de la portée des idées nouvelles en biologie sur la pratique médicale. « En raison de l'évidente correspondance dans l'évolution des idées maîtresses en médecine et en biologie théorique, un point est acquis que nous pouvons considérer comme d'une importance historique », écrivait-il. La conception organismique paraît « s'approcher au plus près des idées-clefs et des postulats nécessaires de la science médicale moderne ». Dans un article ultérieur (1935), Zimmermann critique la prétendue « médecine biologique » en prenant la biologie organismique pour base de son argumentation. Dans une étude comparée des courants théoriques dans la médecine moderne, Rothschuch (1936) réfute les théories mécanicistes, vitalistes et psycho-vitalistes et rend hommage à la conception organismique qu'il considère comme le fondement théorique sain de la médecine moderne. Exposant le problème de la totalité en médecine, Clara (1940) suit von Bertalanffy (1937) de très près. Le gynécologue Seitz (1939) est proche de l'organicisme lorsqu'il propose une « vue holistique des processus vitaux, normaux ou pathologiques » à propos des problèmes biologiques, physiologiques et médicaux de la régulation dans le cadre de la croissance, de la sexualité et de la reproduction. D'une façon générale, nous pouvons mettre l'accent sur l'étroit parallélisme existant entre les conceptions biologiques qui sont les nôtres et celles de médecins éminents tels que Aschoff, Bethe, Bier, Brugsch et autres. Les thèses de von Neergard (1943) sont également proches de notre conception organismique. On trouve encore un accord saisissant entre les conceptions de la morphologie dynamique et les travaux sur les types de constitution humains effectués par Conrad (1941) de l'école de Marburg, bien que ces deux courants se soient développés tout à fait indépendamment l'un de l'autre.

L'influence exercée par la conception organismique sur la médecine mérite de retenir particulièrement

l'attention, car la médecine constitue un excellent banc d'essai pour les théories biologiques qu'elle contraint à affronter l'épreuve de la pratique clinique.

L'organicisme a également trouvé un champ d'application en *psychologie*. Thumb (1944), qui a montré sa signification en ce domaine, estime que les notions d'équilibre dynamique et d'état stationnaire ont valeur de modèles en cette discipline. On découvre dans le psychologique des principes parallèles à ceux du biologique. En particulier, la controverse qui s'est élevée entre la notion d'environnement au sens biologique (von Uexküll, Weber) et sa non-validité en ce qui concerne l'homme (Gehlen) n'a plus de raison d'être si l'on considère la construction de l'*umwelt* humain du point de vue des lois du développement de la même façon que la morphogénèse dans la morphologie dynamique.

De même que les notions biologiques du dynamisme et de la totalité ont leur parallèle psychologique dans la théorie du *gestalt* (v. p. 249 sq.), la hiérarchie de l'organisation biologique trouve son pendant dans la notion de stratification de la personnalité (Rothacker, 1947). L'organicisme s'applique également à la psychiatrie et à la sociologie (Burrow, 1937; Syz, 1936) : le comportement est regardé comme une configuration de tensions intra-organiques et la psychothérapie exige que le névropathe soit considéré, non comme un individu isolé, mais comme une entité incorporée à une unité sociale. Un autre aspect de l'unicité de l'homme évoquée ci-dessus (v. p. 243) surgit en même temps. On constate dans le règne animal des tendances antagonistes et des tendances coopératrices : mais la haine, le crime, l'anarchie sociale n'existent que chez l'homme. Ces manifestations apparaissent liées aux tendances affectives adhérant précisément aux attitudes symboliques — le langage et l'idéation — qui haussent l'homme au-dessus des autres créatures.

L'organicisme a de nombreuses applications en *philosophie*. Indiquons quelques développements philosophiques de notre doctrine. Lassen, de l'Ecole de Cassirer

(1931), a examiné le problème de l'acausalité et de la téléologie, dans la physique en liaison avec la conception organismique. Cette conception, Fries (1936) l'a prise comme base d'une métaphysique inductive. Ballauf (1940; cf. également 1943) établit une synthèse entre l'organicisme selon von Bertalanffy et la doctrine hartmanienne de la stratification (*schichtengesetze*) qui voit dans le réel une succession de couches superposées ayant chacune ses propres lois. Ballauf adopte notre définition des systèmes organiques fondée sur les principes de l'ordre hiérarchique et du maintien en état stationnaire et caractérise leur autonomie de façon organismique dans la mesure où la seule permanence qu'il discerne dans l'organisme vivant est sa loi d'ordre spécifique, et tire les conséquences philosophiques de cette attitude.

Nous avons déjà indiqué comme une importante implication philosophique de notre théorie la conception nouvelle de l'*équifinalité* qui offre une assise physique à la notion de directivité, jusque-là taxée de métaphysique et de vitaliste.

La généralisation finale de la conception organismique est le postulat d'une *Théorie Générale des Systèmes* (von Bertalanffy, pour la première fois en 1945; v. pp. 260 et sq.), base d'une ontologie mathématique exacte, base également des homologies logiques entre les concepts généraux des différentes sciences.

Il nous est donc permis de dire que l'organicisme a prouvé sa fertilité en de nombreuses sphères, allant des diverses branches de la biologie aux problèmes généraux de la connaissance. La démonstration la plus convaincante de sa valeur est qu'il a été appliqué dans des domaines aussi radicalement différents que la physique, la chimie-physique, l'anatomie, l'embryologie, la physiologie, la sylviculture, la médecine, la psychologie et la philosophie; et que, dans chacune de ces disciplines, il a contribué à l'éclaircissement de nombreuses questions.

IV. PSYCHOLOGIE

Le développement de la psychologie moderne présente un intérêt particulier, car c'est dans ce domaine qu'a été pour la première fois tentée une approche scientifique du problème de la totalité. La psychologie classique, abordant les phénomènes psychiques dans le même esprit que la biologie s'attaquant aux phénomènes corporels, a essayé de résoudre la vie mentale en événements isolés, en atomes psychiques si l'on peut dire. On admettait par exemple qu'une perception optique était une somme de sensations élémentaires correspondant aux excitations de cellules rétiniennes isolées et des cellules correspondantes de l'aire visuelle du cortex. Cette conception se révéla vite insuffisante et la psychologie introduisit alors des agents directeurs comme l' « aperception » de Wundt — interprétation comparable à l'hypothèse suivant laquelle les phénomènes biologiques étaient dirigés par des agents vitalistes. Ce dilemme, la psychologie du *gestalt* tenta de le dépasser. Von Ehrenfels (1890) définit les *gestalten* comme des états ou des événements psychiques ayant pour propriété caractéristique de ne pouvoir être obtenus par l'addition de leurs composants (premier critère d'Ehrenfels). Ainsi une figure géométrique, une mélodie ou une phrase intelligible sont respectivement plus que la somme de points d'une certaine couleur, de sensations auditives isolées, de significations verbales distinctes. Plus encore : une même forme peut se présenter sous d'autres couleurs et être localisée en d'autres régions du champ visuel, une même mélodie peut être jouée sur un ton différent, un même message peut être véhiculé par d'autres mots. Le *gestalt* demeure donc identique à lui-même lorsque ses éléments sont changés. Les *gestalten* sont transposables (second critère d'Ehrenfels).

Dans la théorie classique, l'ordre propre à la vie mentale était interprété sur la base de mécanismes structuraux. Un organe sensoriel, la rétine par exemple, reçoit

des stimuli multiples. De chaque point de la rétine, l'excitation locale suit une voie nerveuse fixée qui l'amène en un point terminal correspondant du centre visuel cérébral, de telle sorte qu'à la mosaïque des éléments rétiniens répond une mosaïque identique de neurones corticaux. La recognition, l'association, les réflexes conditionnels et ainsi de suite s'expliquaient, en vertu de principes semblables, par l'établissement de circuits nerveux entre les centres affectés pendant l'apprentissage.

La théorie du *gestalt* a démontré au contraire qu'il n'est pas possible de réduire simplement la perception à la somme des sensations élémentaires et des excitations qui les étayent. Nous reconnaissons un triangle, même si les dimensions de la figure varient et si elle se manifeste dans des régions différentes du champ de vision. Ce ne sont pas les mêmes points rétiniens qui sont alors stimulés et, bien entendu, l'excitation emprunte d'autres fibres nerveuses aboutissant à d'autres neurones du centre visuel. Pourtant, l'excitation de cellules rétiniennes différentes, de fibres nerveuses différentes et de neurones différents du centre visuel engendre une même impression, celle du « triangle ». Inversement, des impressions différentes peuvent naître de l'excitation des mêmes cellules : les cellules rétiniennes, d'abord stimulées par un triangle, le seront ensuite par un cercle, par exemple, et le *gestalt* « cercle » est alors perçu.

Les *gestalten* sont des touts dont le développement obéit à des lois dynamiques. Le principe le plus important est celui de la « prégnance », c'est-à-dire de la tendance des *gestalten* à assumer les formes les plus simples ou les plus significatives possible. Si l'on présente, pendant une fraction de seconde, neuf points formant un cercle et un dixième légèrement excentré, ce dernier semble vouloir rejoindre la circonférence afin de composer le *gestalt* le plus signifiant possible. De même, si des figures exhibées pendant un temps bref présentent de légères solutions de continuité, on perçoit des mouvements pour combler les hiatus : les lignes interrompues semblent s'étirer afin de compléter le cercle, le carré, etc.

Si l'on dispose une canne de telle sorte que sa projection sur la rétine passe par le point aveugle, on la voit intégralement, alors que si un homme est placé de façon que la projection de sa tête coïncide avec le point aveugle de l'œil de l'observateur immobile, celui-ci ne voit pas la tête du sujet. Cela s'explique du fait que seuls des *gestalten* représentant des figures géométriques définies peuvent être complétés.

La perception n'est donc pas une somme de sensations isolées et mutuellement indépendantes : les sensations forment des systèmes configuratifs régis par des principes dynamiques.

La théorie de la mémoire doit probablement être repensée en fonction de notions du même ordre. La doctrine classique était sommative et mécanistique. On admettait que les traces des excitations antérieures, les « engrammes », étaient conservées dans de petits amas de cellules ganglionnaires, stockées, si l'on peut dire, en myriades de dépôts reliés par des myriades et des myriades de voies nerveuses — idée manifestement impraticable (R. Wahle, 1928). Mais si la perception *gestalt* est un processus — système qui, doté d'une organisation dynamique, intéresse une aire corticale de plus grande extension, le post-effet de l'excitation ne consistera pas en traces isolées demeurant gravées dans les cellules individuelles : nous aurons affaire à une certaine altération d'une large portion du champ cérébral. En fait, il ressort des données expérimentales et cliniques que, du point de vue de sa fonction mnémonique, le cerveau n'agit pas comme une somme de cellules ou de centres nettement circonscrits. Des lésions cérébrales localisées ne se soldent pas par la destruction d'une seule et unique fonction : elles en affectent toujours plusieurs, et ce d'autant plus gravement que les exigences de ces fonctions sont plus grandes. Une nouvelle conception surgit donc, qui s'oppose à la théorie des circuits. On peut admettre que si deux stimuli agissent en association au cours de l'apprentissage, le processus cérébral impliqué représente un tout intégré qui, par consé-

quence, laissera une trace unitaire. L'apprentissage achevé, un nouveau stimulus partiel fera revivre la trace en bloc, déterminant ainsi une association, un souvenir ou un réflexe conditionnel (von Bertalanffy, 1937) [1].

Si la perception n'est pas une mosaïque de sensations isolées mais si, au contraire, les *gestalten* perçus s'organisent selon des lois dynamiques, nous devons aller de l'avant et en conclure que les événements physiologiques correspondant à la perception des formes ne sont ni des agrégats ni des sommes d'excitations distinctes : ce sont aussi des ensembles, des *gestalten*. Se fondant sur ces considérations, W. Köhler (1924) s'est demandé si les *gestalten* étaient limités au psychique. Il a souligné que les systèmes physiques ne sont généralement pas de simples sommes mais qu'ils satisfont aux critères d'Ehrenfels. Ainsi, on ne peut déterminer la distribution des charges dans un conducteur en additionnant les charges de ses éléments isolés : elle dépend du système tout entier et se rétablit d'ailleurs si l'on supprime une partie de la charge. D'une façon générale, l'état et les processus dans les systèmes physiques (par exemple la distribution des charges ou du courant dans les systèmes de conducteurs) dépendent des conditions de toutes les parties de ce système : il s'agit donc là de *gestalten* caractérisés. Le même point de vue, enfin, a été appliqué par Köhler (1925) aux problèmes biologiques. Le fait que les processus organiques sont régularisés en fonction des besoins de l'ensemble est la caractéristique la plus frappante des phénomènes vitaux; même une connaissance complète de toutes les réactions individuelles en jeu ne nous permettrait pas de comprendre pleinement le tout. Cet ordre est, pour les mécanicistes, garanti par des structures mécaniques : l'explication fait long feu en face des phénomènes de régulation. Les vitalistes, quant à eux, invoquent des agents surnaturels; mais la dépendance des parties par rapport au tout (comme dans l'expé-

---

1. H. Rohracher (1948) a récemment proposé des vues très semblables à celles exposées ci-dessus.

rience de Driesch sur l'œuf d'oursin) n'est pas un trait vitaliste : c'est un caractère général des *gestalten*. Tout système auquel s'applique le second principe de la thermodynamique atteint finalement un état d'équilibre défini par le fait que l'état de chaque partie dépend de l'état global du système. Aussi, face au mécanisme expliquant l'ordonnance des processus par une machinerie préétablie, et au vitalisme faisant intervenir des agents surnaturels, il existe une troisième solution : la régulation dynamique au sein d'un système intégré. La physique, la biologie et la psychologie ont de la sorte également pour objet l'étude de systèmes dans lesquels l'ordonnance des processus résulte d'une dynamique intérieure. Le principe fondamental est celui de l'équilibre ou de la prégnance. En physique, il se manifeste comme la tendance à assumer les conditions minima représentatives de l'état d'équilibre. En biologie, l'ordonnancement des processus et la régulation post-traumatique de l'organisme peuvent aussi être considérés comme la conséquence de la tendance à l'instauration de l'état d'équilibre. En psychologie, les événements mentaux s'extériorisent sous forme de *gestalten;* par ailleurs la démonstration de l'existence de *gestalten* physiques nous autorise à interpréter les événements physiologiques sous-jacents comme des processus *gestalt*. Les *gestalten* psychologiques se présentent comme les corrélats des distributions d'équilibre des processus cérébraux d'excitation tendant vers la configuration la plus simple possible.

Les conceptions de Köhler marquent l'introduction du concept moderne de système organique. Les principales objections qu'on élève à l'encontre de la théorie du *gestalt* sont de deux ordres. Le premier argument est que, faute de possibilités expérimentales, elle n'a pas été bien au-delà de son affirmation programmatique selon laquelle les *gestalten* psychologiques correspondent à des processus d'excitation cérébrale également *gestaltisés*. On n'a guère tenté de définir de façon plus poussée les *gestalten* de l'excitation physiologique, et encore moins

les processus-systèmes sous-jacents à la totalité biologique en général. Or, des notions générales comme celles de l' « équilibre », du *gestalt*, etc., ne sont pas des explications, comme l'avait déjà souligné Driesch. Ce qui est nécessaire, c'est une définition exacte des systèmes et des processus en jeu et des lois qui les gouvernent. Nous avons déjà indiqué dans ce livre dans quelles limites cette démarche était actuellement possible en biologie.

Une seconde objection vise le mode général des distributions qui, selon la théorie du *gestalt*, doivent être postulées dans les processus biologiques et psycho-physiques comme l'atteinte d'un état d'équilibre qui s'établit en vertu de la seconde loi de la thermodynamique. Mais c'est là une conception inapplicable pour des raisons de principe aux organismes vivants qui ne sont pas des systèmes en équilibre thermique mais des systèmes ouverts en état stationnaire, lequel s'écarte de l'équilibre thermodynamique. Une théorie organismique de l'ordonnancement et de la régulation exige donc des principes nouveaux qui devront être dérivés de la théorie des systèmes ouverts.

En tout état de cause, le parallélisme entre le développement de la psychologie et celui de la biologie modernes est saisissant. Un manuel actuel comme le traité de psychologie *gestalt* de W. Metzger (1941) pourrait en quelque sorte être traduit, théorème par théorème, en langage organismique. Nous inclinons à penser qu'une *Théorie Générale des Systèmes* (v. pp. 260 sq.) sera un utile instrument régulateur qui, d'une part nous aidera à établir les principes généraux communs à divers champs de recherches, d'autre part fera office de garde-fou en nous interdisant de pécher par l'emploi d'analogies abusives.

V. PHILOSOPHIE

L'historien futur qui étudiera notre époque notera comme un phénomène remarquable qu'à partir de la Première Guerre Mondiale des conceptions voisines ayant trait à la nature, à l'esprit, à la vie et à la société ont surgi indépendamment les unes des autres, non seulement dans des disciplines différentes, mais aussi dans des pays différents. Partout, les mêmes grands thèmes se répondent : concepts de la totalité, de l'organisation manifestant à chaque niveau des caractéristiques et des lois nouvelles, concepts de la nature dynamique et antithétique du réel.

Le père de toute philosophie du dynamisme fut Héraclite; son « tout s'écoule », son « unité des contraires » furent la première expression, profonde et mystique, de cette conception de l'univers que, plus tard, on essaiera de formuler dans le langage plus sobre de la physique et de la biologie. Parti d'Héraclite, ce courant idéologique aboutit à une énigmatique figure de la Renaissance germano-italienne, celle du cardinal Nicolas de Cusa, le dernier représentant des grands mystiques médiévaux et qui fut le précurseur de la science moderne (cf. Bertalanffy, 1928). Il anéantit le système géocentrique en l'honneur dans l'Antiquité et au Moyen Age et enseigna que l'univers était infini, préfigurant de la sorte l'astronomie moderne et la philosophie passionnée de Giordano Bruno. Ses méditations sur l'infini annoncèrent l'évolution qui mena à l'invention du calcul infinitésimal chez Leibniz. Ses observations géographiques, physiques et médicales marquent l'aurore de la science moderne et du grand mouvement de pensée inauguré par Galilée et qui se poursuivit jusqu'à nos jours. Dans la doctrine cusienne de la coïncidence des contraires, le thème ancien surgit une nouvelle fois pour être transmis aux temps modernes. L'idée que le réel — Dieu dans la bouche de Cusa — ne peut être cerné que par des propo-

sitions contradictoires est, si on l'interprète en termes d'aujourd'hui, la critique la plus profonde du symbolisme du langage qui, en définitive, trouve son expression la plus subtile dans le double aspect, complémentaire et nécessaire, de la physique actuelle. Ce patrimoine intellectuel est perpétué dans le mysticisme obscur de Jacob Bœhme comme dans la mathématique et la philosophie naturelle lucide de Leibniz ou la vision poétique de Gœthe et de Hölderlin.

Gœthe, qui ne fut pas seulement un poète mais aussi un grand naturaliste, fut le fondateur de la morphologie, la science des formes organiques. Devant la multiplicité des formes du monde animal et du monde végétal, il conçoit des plans basilaires, idées créatrices de la nature-artiste, pourrait-on dire. La diversité protéenne des formes végétales est ainsi considérée comme les variations d'une plante originelle idéale dont l'élément fondamental — la feuille — s'est plié à de multiples métamorphoses. Il serait pourtant superficiel de limiter la cosmologie de Gœthe à cet élément de « morphologie idéaliste » qui prend racine dans la doctrine platonicienne des idées. Derrière ces formes idéales gît la dynamique héraclitéenne qui s'exprime dans *Stirbe und Werde* (Meurs et Deviens) et dans *Dauer im Wechsel* (La Durée dans le Changement). Pourtant, au-delà de la beauté des formes s'affrontent les contradictions entre le réel et le caractère purement symbolique de nos actions et de nos pensées. « L'essor audacieux de notre esprit se satisfait d'images et de représentations » et nos actes sont, après tout, symboliques, de telle sorte, dit Gœthe à Eckermann, qu'il importe peu, en définitive, « que l'on fasse des marmites ou des assiettes ». La coïncidence héraclitéenne des contraires est encore le noyau de la philosophie du visionnaire tragique que fut Hölderlin qui anticipe les contradictions internes de l'hellénisme, telles que Nietzche et Bachofen les exposeront, dont il voit le reflet dans son âme et qui le brisent.

La philosophie de notre temps peut sans honte se réclamer d'aussi prestigieux ancêtres. Ces multiples

sources indépendantes se fondent en un flot commun de pensées.

Le développement de la philosophie a précédé celui de la psychologie et de la biologie. En 1912, par exemple, Nicolaï Hartmann insistait sur l'importance de la notion de système. Voir dans la causalité un parallélisme de simples enchaînements causatifs est insuffisant : c'est l'interaction qui est fondamentale. Dans un système, les forces se compensent mutuellement et leur co-existence est à l'origine d'une configuration relativement stable qui résiste à la destruction. Un système donné est en même temps membre d'un système supérieur et il englobe des systèmes plus petits. Cette inclusion n'est pas simplement une encapsulation passive : elle est interdépendance réciproque. Certaines modalités du système d'ordre inférieur opèrent dans l'intégration du système supérieur et, à l'inverse, certaines modalités du système supérieur co-déterminent les systèmes inférieurs. Les êtres vivants représentent des systèmes de forces d'une configuration particulièrement compliquée. L'interaction leur est essentielle, qui intègre tous les processus partiels à l'ensemble et régit leur coopération dans le cadre de lois-systèmes. Hartmann a, dans ses travaux ultérieurs, développé sa théorie de la stratification de la réalité. Le réel déploie dans ses différents aspects (l'inorganique, l'organique et le psychique) des catégories toujours plus élevées et complexes.

Nous avons décrit jusque-là l'évolution des idées nouvelles en biologie et en psychologie dans les pays de langue allemande. Le fait qu'une évolution parallèle et indépendante se soit également fait jour en d'autres pays est un phénomène tout à fait remarquable dans l'évolution des idées contemporaines. Comme l'a si bien dit Woodger, l'histoire de la biologie comportera sans doute demain un chapitre intitulé : « La Lutte pour le Concept Organismique au début du xxe Siècle. » On y lira comment cette idée fut négligée sous l'influence de la philosophie cartésienne; comment une métaphysique mécaniste interdit même à la biologie de rêver que les

organismes pussent être autre chose que des amas de petits corps solides; comment la première apparition du concept organismique au début du siècle avorta du fait d'une formulation incorrecte, Driesch ayant simplement substitué à l'absurde notion d'une machine fonctionnant sans mécanicien, celle d'un ingénieur métaphysique; comment, enfin, l'organicisme fut pour la première fois pris au sérieux, non par les biologistes, mais par quelques philosophes et spécialistes de la physique mathématique.

Comme Driesch en Allemagne, le physiologiste anglais J. S. Haldane repoussa la théorie mécaniciste de la vie. Il vit dans l'auto-préservation coordonnée l'essence des phénomènes vitaux et considéra que ceux-ci ne pouvaient en principe être décrit en termes physico-chimiques. Comme ce fut le cas en Allemagne de la notion de *gestalt*, le concept d'organisme s'élargit en Angleterre au point d'inclure les systèmes inanimés. Selon Lloyd Morgan, le fait que les parties tiennent leurs propriétés caractéristiques du tout et les perdent donc lorsque ce dernier est détruit constitue le trait dominant de l'organisme. L'évolution « émergente » et l'évolution « résultante », selon Morgan, correspondent aux notions de *gestalt* et de somme de la littérature germanique : ainsi chaque niveau — électron, atome, molécule, unité colloïdale, cellule, tissu, organe, organisme pluricellulaire et société d'organismes — acquiert dans l'évolution émergente des caractères nouveaux, transcendant ceux des systèmes subordonnés.

Le « Mécanisme Organique » du mathématicien Whitehead dépasse aussi bien la conception de l'aveugle mouvement moléculaire que le vitalisme. Une entité véritable est un « organisme » dans lequel le plan de l'ensemble influe sur les caractéristiques des systèmes subordonnés. C'est là un principe absolument général dont le vivant n'a pas le monopole. Pour la physique moderne, l'atome est devenu un organisme. A travers la transformation des concepts, la science revêt un aspect qui n'est ni purement physique, ni purement biolo-

gique : elle devient étude des organismes. La biologie se préoccupe des organismes de grande taille, la physique des organismes de petite taille.

A la doctrine d'Haldane succéda l'holisme de Smuts et Meyer-Abich dont la thèse est que les lois biologiques sont plus générales que les lois physiques; si l'on pouvait donc donner aux phénomènes biologiques une expression mathématique, nous disposerions, une fois éliminés les paramètres spécifiquement biologiques, d'une formule simplifiée applicable aussi bien au vivant qu'au non-vivant, identique à la loi physique en question. Il n'existe cependant aucun exemple démonstratif de cette méthode de « déduction simplifiante » permettant de dériver des lois physiques de lois biologiques — et des lois biologiques de lois physiques. L'holisme est ainsi une spéculation philosophique qu'aucun fait ne vient étayer en l'état actuel de nos connaissances.

Le matérialisme dialectique russe a sa source d'une part dans la philosophie d'Hegel, d'autre part dans les théories économiques de Marx et d'Engels. On a résumé ainsi ses principes : premièrement, la nature n'est pas un agrégat d'unités séparées mais un tout organique, cohérent et inter-actif. Deuxièmement, elle n'est pas en état de repos et d'immobilité, mais incessamment en mouvement et en évolution. Troisièmement, au cours de l'évolution, le passage à un niveau d'organisation supérieur a lieu par sauts brusques, gouvernés par les lois de la nature, les changements quantitatifs se convertissant en différences qualitatives. Quatrièmement, les contradictions internes sont dialectiquement immanentes aux phénomènes naturels, de sorte que l'évolution prend forme d'une lutte entre tendances antithétiques.

Il serait évidemment absurde d'estomper les divergences idéologiques et les contradictions profondes entre ces diverses thèses et nous nous abstiendrons de tout jugement quant à leurs mérites respectifs. Mais ces antagonismes fondamentaux ne font que rendre plus saisissante « l'unité des contraires ». Toutefois, que des conceptions aussi semblables pour l'essentiel se soient

épanouies à partir d'options absolument divergentes et même parfois diamétralement opposées, qu'elles soient nées dans les domaines les plus variés de la recherche, qu'elles aient eu pour point de départ des philosophies idéalistes aussi bien que matérialistes, qu'elles aient surgi dans des pays différents et dans des contextes sociaux différents — voilà qui montre bien leur nécessité intrinsèque. Ces concepts généraux communs sont corrects et ils sont inévitables : pareille démarche intellectuelle ne saurait avoir d'autre signification.

VI. THÉORIE GÉNÉRALE DES SYSTÈMES

De tout ce qui précède se dégage une vision stupéfiante, la perspective d'une conception unitaire du monde jusque-là insoupçonnée. Que l'on ait affaire aux objets inanimés, aux organismes, aux processus mentaux ou aux groupes sociaux, partout des principes généraux semblables émergent. Quelle est la source de ces correspondances ?

Cette question, nous y avons répondu *en réclamant l'adjonction à la science d'une nouvelle branche* que nous avons appelée la Théorie Générale des Systèmes, c'est-à-dire une discipline logico-mathématique ayant pour objet de nous permettre de formuler et de déduire des principes généraux valables pour les systèmes en général.

Un « système » peut être défini comme un complexe d'éléments en état d'interaction. Il existe des principes généraux valables pour les systèmes, quelle que soit la nature de leurs éléments constitutifs et quelles que soient les relations ou les « forces » qui les lient. Du fait que toutes les disciplines que nous avons mentionnées sont des sciences ayant trait à des systèmes, il s'ensuit qu'il y a conformité structurelle, « homologie logique » entre les principes opérant dans des domaines différents.

On peut définir mathématiquement les principes valables pour les systèmes en général. On voit qu'il est

possible, à partir d'une définition universelle du système, de dériver des notions comme celle de totalité et de somme, de mécanisation progressive, de centralisation, de parties directrices, d'ordre hiérarchique, d'individualité, de finalité, d'équifinalité, etc., notions jusqu'alors fréquemment conçues de façon nébuleuse, anthropomorphe et métaphysique, mais qui découlent en réalité des caractéristiques formelles des systèmes ou de certaines conditions particulières à ceux-ci.

Une théorie générale des systèmes présente divers niveaux de signification. Tout d'abord, nous pouvons discerner plusieurs échelons dans la description des phénomènes. Le premier est celui des *analogies* simples, c'est-à-dire des similitudes superficielles ne correspondant ni à des facteurs actifs, ni aux lois responsables des phénomènes : tels sont les *simulacra vitae* pour lesquels la biologie eut un tel engouement au début du XX[e] siècle et qui faisaient par exemple comparer les « cellules » osmotiques aux organismes qui leur ressemblaient. Les *homologies* logiques représentent un second stade. Ici les phénomènes diffèrent quant à leurs facteurs causatifs mais ils sont gouvernés par des lois structuralement identiques. L'écoulement des fluides et la conduction de la chaleur sont, par exemple, exprimés mathématiquement par la même loi; le physicien sait néanmoins qu'il n'y a pas d' « écoulement calorique » mais que la conduction est imputable à des mouvements moléculaires. Le troisième degré, enfin, est celui de *l'explication*, c'est-à-dire l'énonciation des conditions et des forces présentes dans chaque cas particulier et des lois spéciales qui s'ensuivent. L'analogie est dépourvue de valeur scientifique. L'homologie, elle, nous fournit fréquemment de très utiles modèles et la physique l'utilise largement à cette fin.

La théorie générale des systèmes peut donc nous servir d'outil pour distinguer les analogies des homologies, pour élaborer des modèles conceptuels et transférer les lois d'un secteur à un autre; par ailleurs, elle interdit les analogies illusoires et inadmissibles et, par consé-

quent, les conclusions erronées. Le choix de modèles conceptuels appropriés permet l'établissement de lois exactes dans les sciences ne relevant pas des lois physico-chimiques, telles que la démographie et la sociologie, ainsi que de larges sphères de la biologie.

Les homologies logiques résultent des caractères généraux des systèmes; c'est la raison pour laquelle des principes structuralement semblables se manifestent dans des domaines variés, engendrant une évolution parallèle dans des sciences différentes.

La Théorie Générale des Systèmes pose des problèmes bien définis. Volterra a par exemple montré qu'il était possible de développer une dynamique démographique, ou dynamique des populations, qui est homologue à la dynamique mécanique. Le principe de moindre action est à l'œuvre dans les disciplines les plus éloignées : mécanique, chimie-physique sous la forme du principe de Le Chatelier (qui se vérifie également pour les systèmes ouverts, selon Prigogine), électricité sous la forme de la loi de Lenz, théorie des populations d'après Volterra, etc. Même chose pour les oscillations de relaxation (v. p. 187) que l'on retrouve dans certains systèmes physiques et dans bien des phénomènes, tant biologiques que démographiques. Une théorie générale de la périodicité serait la bienvenue dans des branches variées. Ainsi y aura-t-il lieu de tenter d'étendre des principes comme le principe de moindre action, les conditions spécifiques d'existence des solutions stables ou périodiques (équilibres et changements rythmiques), des états stationnaires, etc. en les généralisant pour les rendre applicables non seulement aux systèmes physiques mais aux systèmes d'une nature quelconque.

D'un point de vue logico-mathématique, la Théorie Générale des Systèmes occupe une place semblable à celle tenue par la théorie probabiliste qui, purement formelle en elle-même, peut être utilisée dans des secteurs aussi divers que la thermologie, la biologie, la statistique appliquée, etc.

En philosophie, elle permettra de substituer à la doc-

trine dite « ontologique » ou « théorie des catégories » un système exact de principes généraux. En fait, les caractéristiques mêmes de la connaissance et de la réalité énoncés sous ce titre par N. Hartmann peuvent relever dans cette optique d'un traitement mathématique.

En ce sens, une théorie générale des systèmes est susceptible d'être considérée comme un pas en avant vers cette *Mathesis Universalis* dont a rêvé Leibniz, un système sémantique généralisé et englobant les diverses sciences. Peut-être pouvons-nous dire que, dans le cadre de la conception dynamique moderne, une théorie des systèmes a à jouer un rôle comparable à celui de la logique aristotélicienne dans l'Antiquité. Pour cette dernière, la classification était fondamentale : aussi, la doctrine de la relation des universaux en fonction de leur état de subordination et de superordination apparaissait-elle comme l'instrument scientifique de base. L'interaction dynamique est le problème-clef dans toutes les branches de la science moderne : la Théorie Générale des Systèmes en devra formuler les principes généraux.

VII. FINALE

L'évolution de la science n'est pas un mouvement qui se produit dans le vide : elle est tout à la fois l'expression et la force directrice du cheminement de l'histoire. Nous avons vu comment le rayonnement de la doctrine mécanistique s'était propagé à tous les secteurs de l'activité culturelle. Ses postulats de base — causalité rigoureuse, caractère sommatif et fortuit des événements naturels, disjonction et stabilité des éléments ultimes du réel — ne régissaient pas la seule théorie physique mais aussi les points de vue analytiques, sommatifs et mécaniques de la biologie, l'atomisme de la psychologie classique et le *bellum omnium contra omnes* sociologique. Le ravalement de l'être vivant à la machine, la dictature de la technologie sur le monde moderne et la mécanisation

de l'homme lui-même ne sont que l'extension et la mise en pratique de la conception mécanistique de la physique.

La récente évolution de la science a signification d'une transformation des structures conceptuelles que l'on peut ranger à côté des grandes révolutions de la pensée. « La position stratégique que tient la biologie théorique dans notre image du monde apparaît comme une seconde révolution copernicienne dans notre civilisation ainsi que l'a appelée von Bertalanffy » (Thumb, 1944). Le fait est que les notions auxquelles ont abouti les développements de la science moderne — totalité, dynamisme, organisation en unités d'ordre toujours plus élevé — se révèlent de façon plus particulièrement significative dans le monde du vivant. Il nous est permis d'espérer que ces développements intellectuels sont les signes avant-coureurs d'une ère nouvelle où l'humanité s'engage à travers la crise la plus formidable de notre temps — si cette crise ne se solde pas, toutefois, par la destruction générale. En effet, les révolutions spirituelles précèdent toujours les progrès matériels. C'est ainsi que la conception théorique d'un monde mécanistique inaugurée au XVII[e] siècle par Descartes, fut le signe avant-coureur de la « technicalisation » de l'existence qui a atteint son point culminant de nos jours. Peut-être pouvons-nous considérer pareillement les nouvelles conceptions scientifiques comme les messagers d'une évolution future. Car, en vérité, l'admirable phrase d'Hölderlin : « *Er fliegt, der kühne Geist, wie Adler den Gewittern, weissagend kommenden Göttern vorane* [1] » ne s'applique pas seulement au poète, mais convient à toute œuvre créatrice.

Il nous reste un dernier point à examiner. Nous avons, dans la conception organismique, maintenu la biologie au niveau de la science pure; nous avons soutenu que les phénomènes de la vie sont accessibles à des lois exactes,

---

1. Comme l'aigle précède l'orage, ainsi l'esprit audacieux précède les Dieux dont il présage la venue.

même si nous sommes encore loin d'avoir atteint ce but; nous avons insisté sur le fait qu'il fallait rejeter toute intervention d'agents vitalistes dans le domaine de l'observable, seul objet de science. Alors se pose la question : devons-nous nous résigner à un matérialisme glacé, une nature sans âme et sans dieu?

Un coup d'œil sur la plus exacte des sciences répondra à cette question. Dans une ample synthèse, la physique a atteint une vue de l'univers qui embrasse le réel depuis les unités d'une inconcevable petitesse qui ressortissent aux quanta jusqu'aux systèmes galactiques d'une inimaginable immensité. Cette maîtrise sur la nature, conceptuelle en physique pure, pratique en technologie, repose sur un fait : les phénomènes ont été saisis dans un réseau de rapports logico-mathématique, que nous appelons les lois de la nature. La victoire de la physique moderne est que cette trame légiférante atteint à une universalité et à une objectivité inconnues auparavant. La constatation banale que ces lois ont rendu possible notre contrôle technologique sur la nature montre qu'elles correspondent dans une large mesure à la réalité.

Pourtant, un certain désenchantement accompagne ces succès. Contrairement à ce qu'elle affirmait dans le passé, la physique s'est rendu compte que sa tâche se limite à décrire des phénomènes dans le cadre d'un système de relations formelles. Elle n'espère plus appréhender le noyau du réel. Les tendances de la physique moderne tranchent sur la croyance des premiers physiciens qui se glorifiaient d'avoir trouvé l'essence ultime dans de petits corps durs. La matière se réduit à des mécanismes oscillatoires. L'oscillation n'est qu'un changement périodique d'une amplitude donnée dont la nature dernière demeure indécise.

Lorsqu'on lui demande ce qu'est réellement un électron, le physicien demeure muet. Dans ses recherches les plus pénétrantes, il se borne à énoncer les lois caractérisant l'entité que nous appelons « électron ». Il est tout aussi inutile d'attendre du biologiste qu'il réponde à la question : quelle peut être l' « essence ultime » de la

vie? Si avancé soit son savoir, lui non plus ne sera pas capable de faire mieux que de formuler les lois définissant le phénomène que représente pour nous l'organisme vivant et s'y appliquant.

Les facteurs inaccessibles à l'investigation objective ne doivent pas intervenir dans les lois formulables à propos de l'observable. La métaphysique qui tâche de trouver une connaissance intuitive du réel se situe à un niveau essentiellement autre. Nous ne sommes pas que des intellects scientifiques, nous sommes aussi des êtres humains. Exprimer en symboles profonds et émouvants le noyau du réel, c'est là ce que le mythe, la poésie, la philosophie s'efforcent de réaliser.

Si, pourtant, nous aspirons à cerner la nature vivante en une brève formule, il semble que nous la trouverons dans une expression chère à Gœthe : *Dauer im Wechsel* (la durée dans le changement) dit-il dans un poème sublime. Et le fleuve, en quoi Héraclite voyait l'image de la vie, le fleuve toujours changeant dans ses vagues mais éternel dans son cours, donne aussi à Gœthe-Faust un savoir définitif. Incapable de fixer le soleil du réel, Faust et l'esprit scientifique se contentent d'une métaphore grandiose qui pourtant recèle les forces inépuisables de la vie et de la pensée :

Eh bien! Laissons derrière moi le soleil.
Cette cascade, qui gronde à travers le rocher,
je la contemple avec une extase croissante...
Mais avec quelle magnificence, naissant de cet orage,
se courbe la figure mobile et constante
de l'arc aux diverses couleurs... Médite là-dessus
et tu le comprendras mieux : ce reflet coloré,
c'est la vie [1].

---

1. Gœthe, Faust II, I, I.

BIBLIOGRAPHIE

ALVERDES, F. : *Nochmals über die Ganzheit des Organismus.* Zool. Anz., 104, 1933.

—— *Organizismus und Holismus.* Der Biologe, 5, 1936.

—— *Acht Jahretierpsychologischer Forschung im Marburger Zoologischen Institut.* Sitzber. Ges. Beförderung d. ges. Naturwiss., Marburg, 72, 1937.

ASTBURY, W. T. : *The Forms of Biological Molecules.* In : Essays on Growth and Form presented to D'Arcy W. Thompson, ed. by W. E. Le Gros Clark and P. B. Medawar. Oxford, 1945.

BALLAUFF, TH. : *Ueber das Problem der autonomen Entwicklung im organischen Seinsbereich.* Blätter f. deutsche Philos., 14, 1940.

—— *Die gegenwärtige Lage der Problematik des organischen Seins.* Blätter f. deutsche Philos., 17, 1943.

BAVINK, B. . *Jenseits von Mechanismus und Vitalismus.* Unsere Welt, 21, 1929.

—— *Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaften,* 8. Aufl. Bern, 1944.

BENNINGHOFF, A. : *Form und Funktion I, II.* Zft. ges. Naturwiss., 1, 2, 1935/36.

—— *Ueber Einheiten und Systembildungen im Organismus.* Dtsch. med. Wschr., 1938.

—— *Eröffnungsvortrag.* Verh. Anat. Ges., 46 (Erg. -H. Anat. Anz. 87), 1939.

BERGOLD, G. H. : *The Multiplication of Insect Viruses as Organims.* Canadian J. of Research E, 28, 1950.

BERTALANFFY, L. VON : *Zur Theorie der organischen Gestalt.* Roux' Arch., 108, 1926.

—— *Studien über theoretische Biologie.* Biol. Zentralbl. 47, 1927.

—— *Ueber die Bedeutung der Umwälzungen in der Physik für*

die Biologie. Studien über theoretische Biologie II. Biol. Zentralbl., 47, 1927.
—— *Philosophie des Organischen (Theoretische Biologie)*. Literarische Berichte aus dem Gebiet der Philosophie, 17/18, 1928.
—— *Kritische Theorie der Formbildung*. Berlin, 1928. — *Modern Theories of Development*. Translated by J. H. Woodger. Oxford, 1933. — *Teoria del Desarrolo Biologico*. 2 vol. La Plata, 1934.
—— *Nikolaus von Kues*. Munich, 1928.
—— *Eduard von Hartmann und die moderne Biologie*. Arch. f. Gesch. d. Philos. u. Soziol., 38, 1928.
—— *Vorschlag zweier sehr allgemeiner biologischer Gesetze. (Studien über theoretische Biologie III)*. Biol. Zentralbl., 49, 1929.
—— *Teleologie des Lebens*. Biologia Generalis, 5, 1929.
—— *Lebenswissenschaft und Bildung*. Erfurt, 1930.
—— *Organismische Biologie*. Unsere Welt. 22, 1930.
—— *Das Vitalismusproblem in ärztlicher Betrachtung*. Medizinische Welt, 1931.
—— *Tatsachen und Theorien der Formbildung als Weg zum Lebensproblem*. Erkenntnis, I, 1931.
—— *Theoretische Biologie*. I. Band : Allgemeine Theorie, Physikochemie, Aufbau und Entwicklung des Organismus. Berlin, 1932. — II. Band : Stoffwechsel, Wachstum. Berlin, 1942. 2nd ed. Berne, 1951.
—— *Vaihingers Lehrevon der analogischen Fiktion in ihrer Bedeutung für die Naturphilosophie*. Vaihinger-Festschrift. Berlin, 1932.
—— *Gedanken im Anschluss an neue Forschungsergebnisse über den Bau des Protoplasmas*. Naturforscher, 10, 1933.
—— *Allgemeine Grundlagen der Theorie; mathematisch-physiologische Gesetzlichkeiten des Wachstums bei Wassertieren. Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums*. I. Roux' Arch., 131, 1934.
—— *Wandlungen des biologischen Denkens*. Neue Jahrbücher, 10, 1934.
—— *Wesen und Geschichte des Homologiebegriffes*. Unsere Welt, 28, 1934.
—— *Die ganzheitliche Auffassung der Lebenserscheinungen*. Kongress für synthetische Lebensforschung. Marienbad, 1936.
—— *Das Gefüge des Lebens*. Leipzig, 1937.
—— *Biologische Gesetzlichkeit im Lichte der organismischen*

Auffassung. Travaux du IX[e] Congrès Internat. de Philos. (Congrès Descartes), vol. VII. Paris, 1937.

—— *A quantitative theory of organic growth. Enquiries of growth laws II*. Human Biology, 10, 1938.

—— *Der Organismus als physikalisches System betrachtet*. Naturwiss, 28, 1940.

—— *Probleme einer dynamischen Morphologie. Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. IV*. Biologia Generalis, 15, 1941.

—— *Stoffwechseltypen und Wachstumstypen. Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. VII*. Biol. Zbl., 61, 1941.

—— *Das Wachstum in seinen physiologischen Grundlagen und seiner Bedeutung für die Entwicklung mit besonderer Berücksichtigung des Menschen*. Zft. f. Rassenkunde, 13, 1943.

—— et I. Müller : *Die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körpergrösse und der Zusammenhang zwischen Stoffwechseltypen und Wachstumstypen. Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. VIII*. Rivista di Biol., 35, 1943.

—— *Bemerkungen zum Modell der biologischen Elementareinheiten*. Naturwiss, 32, 1944.

—— *Biologie und Medizin*. Vienne, 1946.

—— *Vom Sinn und der Einheit der Wissenschaften*. Der Student (Wien), 2, Nr. 7-8, 1947.

—— *Das biologische Weltbild*. In : III. Internationale Hochschulwochen des österr. College in Alpbach. Weltbild und Menschenbild. Herausgegeben von S. Moser. Salzburg, 1948.

—— *Arbeitskreis Biologie*. In : III. Internationale Hochschulwochen des österr. College in Alpbach. Weltbild und Menschenbild. Herausgegeben von S. Moser. Salzburg, 1948.

—— *Vom Molekul zur Organismenwelt*. Grundfragen der modernen Biologie. 2. Aufl. Potsdam, 1948.

—— *Das Weltbild der Biologie*. Europäische Rundschau, 1948.

—— *Das organische Wachstum und seine Gesetzmässigkeiten*. Experientia, 4, 1948.

—— *Problems of organic growth*. Nature, 163, 1949.

—— *Gœthe's Naturauffassung*. Atlantis (Zürich), 8, 1949. — *Gœthe's concept of nature*. Main Currents in Modern Thought, 8, 1951.

—— *Zu einer allgemeinen Systemlehre*. Biologia Generalis, 19, 1949.

—— *The theory of open systems in physics and biologia.* Science, 111, 1950.

—— *An outline of General System Theory.* Brit. J. Philos. Sci., I, 1950.

—— *Theoretical models in biology and psychology.* In : Theoretical Models and Personality Theory. J. Personality, 20, 1951.

—— *Growth types and metabolic types.* Amer. Naturalist, 85, 1951.

—— et C. G. HEMPEL, R. E. BASS, and H. JONAS : *General System Theory — A new approach to unity of science (Symposium).* Human Biology, 23, 1951.

BIZZARRI, A. : *Le direzioni fondamentali dei processi biologici.* Bologne, 1936.

BLEULER, E. : *Mechanismus — Vitalismus — Mnemismus.* Berlin, 1931.

BRACHET, J. : *Chemical Embryology.* Transl. by L. G. Barth. New York, 1950.

BÜNNING, E. : *Mechanismus, Vitalismus und Teleologie.* Abh. d. Friesschen Schule, N. F., 5/3, 1932.

BURKAMP, W. : *Naturphilosophie der Gegenwart.* Philos. Forschungsberichte, 2, 1930.

—— *Die Struktur der Ganzheiten.* Berlin, 1936.

—— *Wirklichkeit und Sinn.* Berlin, 1938.

BURROW, P. : *The organismic factor in disorders of behavior.* J. of Psychol., 4, 1937.

BURTON, A. C. : *The properties of the steady state as compared to those of equilibrium as shown in characteristic biological behaviour.* J. cell. a. comp. Physiol., 14, 1939.

CANELLA, W. : *Orientamenti della biologia moderna,* Bologne, 1939.

CASPERSSON, T. : *Studien über den Eiweissumsatz der Zelle.* Naturwiss., 29, 1941.

CLARA, M. : *Das Problem der Ganzheit in der modernen Medizin.* Leipzig, 1940.

CONRAD, K. : *Der Konstitutionstypus als genetisches Problem.* Berlin, 1941.

DALCQ, A. : *L'œuf et son dynamisme organisateur.* Paris, 1941.

D'ANCONA, U. : *Der Kampf ums Dasein.* Abhandlungen zur exakten Biologie, herausgeg. von L. von Bertalanffy, 1. Berlin, 1939 — *The Struggle for Existence.* Leiden, 1954.

DE BEER, G. R. : *Embryology and Evolution.* Oxford, 1926.

DEHLINGER, U. et E. WERTZ : *Biologische Grundfragen in physikalischer Betrachtung*. Naturwiss., 30, 1942.

DONNAN, F. G. : *Integral analysis and the phenomenon of life*. Acta biotheoretica 2/3, 1936/37.

DOTTERWEICH, H. : *Das biologische Gleichgewicht und seine Bedeutung für die Hauptprobleme der Biologie*, Iena, 1940.

DRIESCH, H. : *The Science and Philosophy of the Organism*. New York, 1928.

DÜRKEN, B. : *Entwicklungsbiologie und Ganzheit*. Leipzig, 1937.

FRANKENBERG, G. : *Das Wesen des Lebens*. Braunschweig, 1933.

FREY-WYSSLING, A. : *Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate*. Berlin, 1928. — *Submicroscopic Morphology of Protoplasm and its Derivatives*. Transl. by J. J. Hermans and M. Hollander. New York, 1948.

FRIES, C. : *Wiedergeburt der Naturphilosophie*. Geistige Arbeit, 1935.

—— *Metaphysik als Naturwissenschaft. Betrachtungen zu L. von Bertalanffys Theoretischer Biologie*. Berlin, 1936.

GEHLEN, A. : *Der Mensch*. Berlin, 1940.

GESSNER, F. : *Die philosophischen Grenzfragen in der heutigen Biologie*. Freie Welt (Gablonz), 12, 1932.

—— *Theoretische Biologie*. Freie Welt (Gablonz), 14, 1934.

GOLDSCHMIDT, R. : *Physiologische Theorie der Vererbung*. Berlin, 1927.

—— *Physiological Genetics*. New York et Londres, 1938.

GROSS, J. : *Die Krisis in der theoretischen Physik und ihre Bedeutung für die Biologie*. Biol. Zentralbl., 50, 1930.

HARTMANN, M. : *Philosophie der Naturwissenschaften*. Berlin, 1937.

HARTMANN, N. : *Philosophische Grundfragen der Biologie*. Wege zur Philosophie, 6, 1912.

HECHT, S. : *Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes*. Ergebnisse d. Physiol., 32, 1931.

HEIDENHAIN, M. : *Formen und Kräfte in der lebenden Natur*. Berlin, 1923.

HIRSCH, G. CH. : *Der Aufbau des Tierkörpers*. In : Handb. d. Biologie. Herausgegeben von L. von Bertalanffy, Bd. VI, 1944.

HÖBER, R. : *Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe*. 6. Aufl. Berlin, 1926.

HOLST, E. VON : *Vom Wesen der Ordnung im Zentralnervensystem*. Naturwiss., 25, 1937.

—— *Von der Mathematik der nervösen Ordnungsfunktion,* Experientia, 4, 1948.

HUXLEY, J. : *Problems of Relative Growth.* Londres, 1932.

HUZELLA, TH. : *Die zwischenzellige Organisation.* Iena, 1941.

JORDAN, H. : *Die Logik der Naturwissenschaften.* Biol. Zbl., 52, 1932.

—— *Die theoretischen Grundlagen der Tierphysiologie.* Leiden, 1941.

JORDAN, P. : *Die Physik und das Geheimnis des organischen Lebens.* 2. Aufl. Braunschweig, 1947.

KLATT, B. : *Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform.* Biologia Generalis, 19, 1949.

KÖHLER, O. : *Das Ganzheitsproblem in der Biologie.* Königsberg, 1930.

KÖHLER, W. : *Gestaltprobleme und Anfänge einer Gestalttheorie.* Jahresberichte ges. Physiol. 3, 1923.

—— *Die physischen Gestalten in Rube und im stationären Zustand.* Erlangen, 1924.

KOTTJE, W. : *Das Problem der vitalen Energie.* Ann. d. Philos. u. philos. Kritik, 6, 1927.

KÜHNE, K. : *Die Vererbung der Variationen der menschlichen Wiebelsäule.* Z. Morphol. Anthropol., 30, 1931.

LASSEN, H. : *Mechanismus, Vitalismus, Kausalgesetz a priori und die statistische Auffasung der Naturgesetzlichkeit in der modernen Physik.* Diss. Hamburg, 1931.

LEMMEL, H. : *Die Organismusidee in Möllers Dauerwaldgedanken.* Berlin, 1939.

LINSBAUER, K. : *Individuum — System — Organismus.* Mitt. Naturwiss. Verein f. Steiermark, 71, 1934.

LORENZ, K. : *Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung.* Zeitschr. Tierspsychol., 5, 1943.

LOTKA, A. J. : *Elements of Physical Biology.* Baltimore, 1925.

MARCH, A. : *Natur und Erkenntnis.* Vienne, 1948.

METZGER, W. : *Psychologie.* Braunschweig, 1941.

MEYER, A. : *Logik der Morphologie.* Berlin, 1926.

MITTASCH, A. : *Ueber katalytische Verursachung im biologischen Geschehen.* Berlin, 1935.

—— *Ueber Katalyse und Katalysatoren in Chemie und Biologie.* Berlin, 1936.

—— *Katalyse und Determinismus.* Berlin, 1938.

NATZMER, G. VON : *Individualität und Individualitätsstufen im Organismenreich.* Zft. ges. Naturwiss., 1935.

NEEDHAM, J. : *Thoughts on the problem of biological organization.* Scientia (Milano), 26, 1932.
—— *Order and Life.* Cambridge, 1936.
—— *Integrative Levels.* Oxford, 1937 (1941).
NEERGARD, K. VON : *Die Aufgabe des 20. Jahrhunderts.* 3. Aufl. Erlenbach-Zürich, 1943.
OLDEKOP, E. : *Ueber das hierarchische Prinzip in der Natur und seine Beziehungen zum Mechanismus-Vitalismus-Problem.* Reval, 1930.
PRIGOGINE, I. : *Étude thermodynamique des Phénomènes irréversibles.* Liége, 1947.
—— ET J. M. WIAME : *Biologie et thermodynamique des phénomènes irréversibles.* Experientia, 2, 1946.
PÜTTER, A. : *Studien zur Theorie der Reizvorgänge.* I-VII. Pflügers Arch., 171, 175, 176, 180. 1918-20.
RASHEVSKY, N. : *Mathematical Biophysics.* Chicago, 1938; 2nd ed., 1948.
REINER, J. M. AND S. SPIEGELMAN : *The energetics of transient and steady states.* J. phys. Chem., 49, 1945.
RENSCH, B. : *Neuere Probleme der Abstammunglehre.* Stuttgart, 1947. 2. Aufl. 1954.
RITTER, W. E. AND E. W. BAILEY : *The organismal conception.* Univ. Calif. Publ. in Zool., 31, 1928.
ROHRACHER, H. : *Lehrbuch der Psychologie.* 2. Aufl. Vienne, 1948.
ROTHACKER, E. : *Die Schichten der Persönlichkeit.* 3. Aufl. Leipzig, 1947.
ROTHSCHUH, K. E. : *Theoretische Biologie und Medizin.* Berlin, 1936.
ROUX, W. : *Die Selbstregulation.* Nova Acta (Abhandl. Kais. — Leop. — Carol. Acad. d. Naturforscher), 100, 1915.
RUSSELL, E. S. : *The Interpretation of Development and Heredity.* Oxford, 1931.
SAPPER, K. : *Biologie und organische Chemie.* Berlin, 1930.
SCHRÖDINGER, E. : *What is Life?* New York, 1946. — *Was ist Leben?* Berne, 1946.
SCHULTZ, J. : *Die Maschinentheorie des Lebens.* 2. Aufl. Berlin, 1929.
SEITZ, L. : *Wachstum, Geschlecht und Fortpflanzung als ganzheitlich erbmässighormonales Problem.* Berlin, 1939.
SKRABAL, A. : *Das Reaktionsschema der Waldenschen Umkehrung.* Osterr. Chemiker-Zft., 48, 1947.
SPIEGELMAN, S. : *Physiological competition as a regulatory*

mechanism in morphogenesis. Quart. Rev. Biol., 20, 1945.

Syz, H. : *The concept of the organism-as-a-whole and its application to clinical situations*. Human Biology, 8, 1936.

Thumb, N. : *Die Stellung der Psychologie zur Biologie. Gedanken zu L. von Bertalanffys Theoretischer Biologie*. Zbl. Psychotherapie, 15, 1944.

Timoféeff-Ressovsky, N. W. : *Experimentelle Mutationsforschung in der Verbungslehre*. Dresde et Leipzig, 1937.

—— et K. G. Zimmer : *Biophysik, Bd. I : Das Trefferprinzip in der Biologie*. Leipzig, 1947.

Tribiño, Gorleri de, S. E. M. : *Una nueva orientacion de la filosofia biologica : El organicismo de Luis Bertalanffy*. Institution Mitre de Buenos Aires. 1946.

Ungerer, E. : *Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand*. In : Handb. d. Biologie. Herausgegeben von L. von Bertalanffy, Bd. I, 1941.

Vanselow, K. : *Grundlagen der Forstwirtschaft*. In : Handb. d. Biologie. Herausgegeben von L. von Bertalanffy, Bd. VIII/2, 1943.

Volterra, V. : *Leçons sur la théorie de la lutte pour la vie*. Paris, 1931.

Wahle, R. : *Die Entstehung der Charaktere*. Munich, 1928.

Weber, H. : *Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung*. Der Biologe, 8, 1938.

—— *Zur Fassung und Gliederung eines allgemeinen biologischen Umweltbegriffes*, Naturwiss., 27, 1939.

Wenzl, A. : *Metaphysik der Biologie von heute*. Leipzig, 1938.

Wheeler, W. M. : *Die heutigen Strömungen in der biologischen Theorie*. Unsere Welt, 21, 1929.

Woltereck, R. : *Ontologie des Lebendigen*. Stuttgart, 1940.

Woodger, J. H. : *Biological Principles*. New York et Londres, 1929.

—— *The 'Concept of Organism' and the Relation between Embryology and Genetics*, 1-3. Quart. Rev. Biol., 5/6, 1930-31.

—— *The Axiomatic Method in Biology*. Cambridge, 1937.

Zeiger, K. : *Neuere Anschauungen über den Feinbau des Protoplasmas*. Klin. Wschr., 22, 1943.

Zimmermann, H. : *Theoretische Biologie und Heilkunde der Gegenwart*. Klin. Wschr., 11, 1932.

—— *Zum Begriff des 'Biologischen' in der Heilkunde*. Klin. Wschr., 15, 1935.

NOTE BIBLIOGRAPHIQUE

On a réuni ci-dessous un certain nombre de références bibliographiques concernant le développement de différentes idées évoquées dans le présent ouvrage. Il est évidemment hors de question de prétendre donner de la sorte une vue d'ensemble du sujet, ce qui reviendrait à rendre compte de quinze ans de recherches biologiques. Toutefois, quelques indications à propos de publications récentes (dont la plupart comprennent des bibliographies exhaustives) seront peut-être utiles au lecteur.

Ce que nous avions appelé, il y a trente ans, la « Révolution Organismique » a eu lieu avec une ampleur inattendue, ainsi que l'attestent les discussions sur les fondements de la biologie qui ont marqué les dernières années (par ex. Beckner, 1959; Lagerspetz, 1959; Mainx, 1955; Pi Suñer, 1955; Plenck, 1959; Rotschuh, 1959).

C'est d'ailleurs ce qu'exprimait Weaver (1948; 1958) sous une forme différente : La physique classique et la science en général, dit-il, s'intéressaient, d'une part, à des « problèmes de simplicité » (c.-à-d. à des problèmes à deux variables dont le prototype est celui des deux corps en mécanique mais qui sont tout aussi fondamentaux en physique et en chimie, et qu'on retrouve en physique atomique à propos des couples de particules); elles s'intéressaient, d'autre part, à la « complexité désorganisée » ou « chaotique » (c.-à-d. aux lois statistiques dérivant de l'interaction d'un nombre virtuellement infini d'éléments) dont la mécanique statistique et la thermodynamique sont des exemples typiques.

Or la « complexité organisée » a acquis une place prépondérante en physique, en biologie et jusque dans le

domaine des sciences sociales, où l'investigation porte sur des systèmes formés d'éléments en nombre limité, à causalité et à organisation « multivalentes ».

Ceci se vérifie au plan de la théorie comme à celui de la pratique, et à tous les niveaux d'organisation. La recherche moderne, en effet, est arrivée à une intelligence exacte des phénomènes qui surpasse, et de beaucoup, les développements envisagés dans cet ouvrage. Citons en particulier à l'appui de cette affirmation les travaux ayant récemment mené à l'élucidation de la structure de protéines et des nucléoprotéines (cf. notamment Chargaff et Davidson, 1955; et l'exposé d'ensemble semi-vulgarisé de Hoagland, 1959), la mise en lumière de la richesse structurale de la cellule par le moyen, entre autres, du microscope électronique (pour un exposé général, cf. De Robertis et al., *1959); l'étude, au niveau de l'individu, de la structure du système nerveux qui a abouti à des résultats semblables à ceux de la localisation des traces mémorielles (Penfield) ainsi qu'à la découverte d'unités fonctionnelles, telle l'activation réticulaire, et d'autres systèmes de la couche subcorticale.*

Si ces progrès affectent la « morphologie » au sens large du terme, l'aspect « dynamique » des phénomènes n'a pas été négligé pour autant, « morphologie » et « dynamisme » étant des notions complémentaires comme on l'a déjà indiqué (cf. Zeiger, 1955; Weiss, 1959). La théorie des systèmes ouverts et des états d'équilibre, dont l'organisme vivant nous fournit la meilleure illustration, a progressé, aussi bien du point de vue général que du point de vue de ses applications spéciales aux phénomènes biologiques. Pour ce qui est des données générales, l'auteur renvoie le lecteur à ses propres travaux (Bertalanffy, 1953) et à ceux de Bray et White (1954, 1957), Haase (1959) et Morchio (1959) par exemple. Quant aux applications spéciales, citons les récentes monographies (1957, 1960) que nous avons publiées sur la croissance et qui peuvent servir de complément au présent volume, l'utilisation en biologie appliquée, et dans le cadre de l'élaboration d'un modèle

général de dynamique démographique (Beverton et Holt), des équations dites de Bertalanffy; l'application de la cinétique et de la thermodynamique des systèmes ouverts à l'analyse du taux de rotation des protéines, à l'énergétique des systèmes à métabolisme, au réseau des transformations chimiques du métabolisme et de la photosynthèse (Bradley et Calvin, 1956), au transport actif des substances par les cellules vivantes, à l'élimination du radon (Martin, 1957), à la photopériodicité végétale, à la cinétique des fluides organiques (Dost 1953), à la pharmacologie (Werner, 1947; Druckery et Küpfmüller, 1949), aux effets des radiations (Hug et Wolf, 1955) et à bien d'autres problèmes encore. Il ne s'agit nullement d'une construction purement théorique : le modèle est susceptible d'être appliqué à de nombreux phénomènes spécifiques et nous sommes en mesure d'en donner une vérification quantitative.

A l'époque où ce livre a été écrit, on éprouvait le besoin d'une Théorie Générale des Systèmes (cf. Bertalanffy, 1950; Bertalanffy et al. *1951), constituant une physique transcendant les spécialités, qui traiterait de principes communs aux différentes branches de la science, qui permettrait de « réduire certains à un silence craintif » (Egler, 1953).*

Or, c'est précisément cette orientation qu'ont pris les récents progrès. Des conceptions comme celles de l' « intégrité », de l'ordre, de la téléologie, de la directivité, etc., exclues de la théorie mécaniste, rejetées, comme anthropomorphes, par le vitalisme, sont désormais des notions scientifiquement admises (cf. Franck et al., *1948). Des prolongements mathématiques, dépassant la physique pour s'attacher à des problèmes de cet ordre — comme on le prévoyait dans ce livre — sont nés sous des formes différentes : cybernétique (Wiener, 1948), théorie de l'information (Shannon et Weaver, 1949), théorie des jeux (von Neuman et Morgenstern, 1947), etc. (exposés auxquels on pourra se référer utilement : Rapoport* et al., *1956; Rapoport, 1959). La légitimité de ce que nous avons appelé plus haut l' « homo-*

logie logique » est maintenant généralement reconnue (Kolman, 1959, par exemple) et, compte tenu, bien sûr, des limitations inhérentes à tout modèle, on en est venu à adopter des modèles physiques pour rendre compte des phénomènes du vivant. Et non seulement des modèles généraux mais aussi des modèles particuliers, tels le schéma du feed back *technologique comme explication de l'homéostase en biologie, du calculateur électronique pour expliquer les fonctions du cerveau. Ces développements, cela va s'en dire, sont encore loin d'avoir été poussés jusqu'à leur terme et l'on ne peut que déplorer le gouffre béant qui sépare encore les modèles mathématiques de leur application expérimentale. Reprenant la remarque faite à ce propos par Rotschuh (1959), nous dirons que l'on reste trop souvent au stade de l' « hypothèse de travail » et que l'on tarde à passer à celui de l'hypothèse définitive, à celui des « théories » et des « lois spécifiques ». Il n'en demeure pas moins que nous disposons d'ores et déjà d'un ample champ de données théoriques que viennent compléter de nombreux modèles matériels, allant des missiles auto-dirigés et autres servomécanismes, à l'homéostat d'Ashby (1952), à la « tortue électronique » de Grey Walter (1957), aux mécanismes à équilibre interne de Lorenz, aux réactions sociales, et jusqu'aux « machines qui se reproduisent » de Penrose (1959). Notons incidemment que la « mémoire » de beaucoup de ces machines nous conduira à repenser le « caractère historique » des processus vitaux étudiés dans le présent livre.*

Nous possédons donc une multitude de modèles permettant d'aborder scientifiquement les notions de directivité, d'organisation, de téléologie dans les phénomènes biologiques et de comportement, lesquels, loin de s'exclure, peuvent utilement s'éclairer réciproquement. Les deux modèles conceptuels les plus féconds pour la détermination des lois biologiques sont les mécanismes à feed back *(homéostase) et ceux de l'interaction dynamique dans les systèmes ouverts. Il existe un certain nombre d'ouvrages récents que pourra consulter le lec-*

teur désireux de se mettre au fait des applications pratiques et des mérites respectifs desdits modèles (par exemple Bertalanffy, 1959; Mittelstaed, 1954). Gardons-nous d'oublier que le concept de mécanisme homéostatique (Regelmechanismen) *a été défini dès 1924 par Wagner (Wagner, 1954; Kment, 1959).*

La théorie générale des systèmes au sens étroit du terme, c.-à-d. le modèle mathématique du système considéré comme complexe d'éléments dynamiques en interaction, a trouvé des applications dans les domaines les plus variés, qu'il s'agisse de l'art de l'ingénieur, des échanges métaboliques, des communautés biologiques ou des phénomènes sociaux et historiques. Les Yearbooks *de la* Society for General System Research *(depuis 1956) permettent d'accéder facilement à la multitude des travaux qui s'inscrivent dans cette ligne de recherche et aux très nombreux problèmes qui attendent encore d'être résolus.*

Il est évident que les doctrines organismiques — ou considérées comme telles — n'énoncent pas de « principes d'organisation métaphysiques » (Plenk, 1959) et qu'elles ne laissent pas « un résidu métaphysique indéchiffrable » (Moser, 1958) : l'organicisme, en tant que théorie ressortissant à la Science de la Nature, ne peut nourrir une telle ambition. Comme l'a remarqué avec pertinence un philosophe catholique (Salma, 1949), le fond de la controverse entre le mécanicisme et le vitalisme n'est pas autre chose que le remplacement de la fragile antithèse « matière-vie » par celle, légitime, « esprit-vie ». Voilà qui pose, d'une part, le problème de l' « esprit humain » et qui implique, d'autre part, que la science, dont les descriptions, les modèles et les lois nous sont des instruments de contrôle conceptuels et techniques de la Nature, que la science ne constitue en définitive qu'un moyen parmi d'autres d'aborder la « réalité », laissant la voie ouverte à des démarches qui, pour être différentes, n'en sont pas moins fondées. C'est ce que l'auteur, empruntant le mot à Nietzche, a appelé le « point de vue perspectiviste » (Bertalanffy, 1955).

La question de la psychologie et du comportement humains relativement à la psychologie et au comportement « subhumains » dépasse le propos du présent livre. On remarquera toutefois que, si les récents progrès techniques et mathématiques vont dans le sens d'une conception assimilant le cerveau à un calculateur électronique, les aspects des fonctions cérébrales irréductibles à cette machine-modèle théorique et qu'on a esquissés dans ces pages, ont eux aussi acquis une réelle importance. Ceci vaut en particulier pour la conception de l'organisme, du système nerveux et du comportement comme systèmes à activité interne par opposition au schéma traditionnel « stimulus — réaction ». Le fait n'est pas sans avoir de profondes répercussions sur la psychologie théorique (cf. les déclarations de Bulher, 1959 et W. E. Martin, 1960) et de sérieuses incidences en psychiatrie (Bertalanffy, 1959). L'auteur se permet également de renvoyer le lecteur à certains de ses propres travaux (1955, 1956) dans lesquels il s'efforce de répondre en biologiste au problème de l'unicité de l'Homme dans la Nature.

RÉFÉRENCES

ASHBY, W. R. : *Design for a Brain*. Chapman and Hall, Londres, 1952.

BECKNER, M. : *The Biological Way of Thought*. Columbia University Press, 1959.

BEVERTON, R.-J.-H et S.J. HOLT : *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. Fishery Investigation, Ser. II, vol. XIX, Her Majesty's Stationery Office, Londres, 1957.

von BERTALANFFY, L. : *A biologist looks at human nature*. In : Robert S. Daniel (ed), *Contemporary Readings in General Psychology*. The Riverside Press, Cambridge, Mass., 1959, pp. 232-241 : réimpression d'après le *Scientific Monthly*, 82, 33-41, 1956.

—— : *An essay on the relatioivy of categories*. Philosophy of Science, 22, 243-263, 1955.

—— : *An outline of general system theory*. Brit. J. Philos. Science, I, 139-164, 1950.

—— : *Biophysik des Fliesssgleichgewichts. Einfuehrung in die Physik offenser Systeme und ihre Anwendung in der Biologie* (Traduction de W. H. Westphal.). Vieweg und Sohn, Brunswick, 1953.

——, et al. : *General system theory : A new approach to unity of science*. Human Biol., 23, 302-361, 1951.

—— : *Modern concepts on biological adaptation*. In : C. Mc Brooks et P.-F. Cranefield (eds), *The Historical Development of Physiological Thought*. Hafner, New York, 1959 a, pp. 265-286.

—— : *Principles and theory of growth*. In : W. W. Nowinski (ed)., *Fundamental Aspects of Normal and Malignant Growth*, Elsevier, Amsterdam, 1960, pp. 137-259.

—— : *Some biological consideration on the problem of mental illness*. Bull. Men. Clinic, 23, 41-51, 1959 b.

—— : Wachstum. In : *Kuekenthal's Handbuch der Zoologie* VIII, 4 (6). De Gruyter, Berlin, 1957, pp. 1-68.

—— : et A. Rapoport (eds), *Yearbooks of the Society for General Systems Research (General Systems)*. Society Genral Systems Research, Ann Arbor, Mich., 1956 et suiv.

Bradley, D.-F. et M. Calvin : *Imbalance in a network of chemical transformations.* Yearbook of the Society for the Advancement of General Systems Theory (General Systems) *I.* 56-65, 1956.

Bray, H.-G. et K. White : *Kinetics and Thermodynamics in Biochemistry.* Academic Press, New York, 1957.

—— : *Organims as physicochemical Machines.* New Biology, 16, 70, 1954.

Buhler, C. : *Theoretical observations about life's basic tendencies.* Amer. J. Psychotherapy, 13, 561-581, 1959.

Chargaff, E. et J.-N. Davisdon (eds), *The Nucleic Acids : Chemistry and Biology* (2 volumes). Academic Press, New York, 1955.

De Robertis, E.-D. P., W.-W. Nowinski, et F.-A. Saez : *General Cytology,* 2e édition, W.-B. Sauders, Philadelphie-Londres, 1954. (Une nouvelle édition est en préparation.)

Druckrey, H. et K. Kupfmuller : *Dosis und Wirkung.* Die Pharmazie, I. Erg. — Bd, 8. Beiheft. Berlin, 1949.

Dost, F.-H. : *Der Blutspiegel.* Thieme, Leipzig, 1953.

Egler, F.-E. : *Bertalanffian organismicism.* Ecology, 34, 443-446, 1953.

Frank, L.-K., et al. : *Teleogical Mechanisms.* New York Academy of Sciences, vol. 50, 1948.

Haase, R. : *Strukturbildung in der Natur und der Zweite Hauptsatz der Thermodynamik.* In : K. Fr. Bauer (ed.), *Medizinische Grundlagenforschung.* Thieme, Stuttgart, 1959, pp. 717-746.

Hoagland, M.-B. : *Nucleic acids and proteins.* Scient. Amer., 201, 55-61, 1959.

Hug, O. et I. Wolf : *Das Verhalten eines Fermentsystems unter und nach Röntgenbestrahlung.* Strahlenforschung und Strahlenbehandlung. (Sonderbände zur Strahlentherapie Bd. 35) pp. 209-209, 1955.

Kment, H. : *The problem of biological regulation and its evolution in medical view.* Yearbook Soc. General Systems Research, 4, 75-83, 1959.

Kolman, E. : *What is cybernetics?* traduct. A. Rapoport. Behavioral Science, 4, 134-146, 1959.

Lagerspetz, K. : *Teleogical explanation and terms in biology.* Ann. Zool. Soc. Fennicae « Vanamo », 19, 1-73, 1959.

Mainx, F. : *Foundation of biology.* In : O.N.R. Carnap and C.-W. Morriseds. International Encyclopedia of Unified

Science, Vol. I, Part. 2, Univ. of Chicago Press, Chigaco Ill., 1955, pp. 554-567.
MARTIN, W.-E. : *Rediscovering the mind of the child : A Significant trend in research in child development.* Merill-Palmer Quart., 6, 67-76, 1960.
MITTELSTAEDT, H. (ed.), *Regelungsvorgänge in der Biologie.* R. Oldenbourg, Munich, 1954.
MORCHIO, R. : *Gli organismi biologici come sistemi aperti stazionari nel modello teorico di L. von Bertalanffy.* Nuovo Cimento, *12* (Ser. X, N. I. del Supplemento), 110-119, 1959.
MOSER, S. : *Medizin und Philosophie.* Forschungen und Forscher, *4*, 215-235, 1954-56 (Hyrtl-Almanach 1/1958).
NEUMANN, J. von, et O. MORGENSTERN : *Theory of Games and Behavior.* University Press, Princeton, 1947.
PENROSE, L.-S. : *Self reproducing machines.* Scient. Amer. 200, 105-114, 1959.
PI SUNER, A. : *Classic of Biology* Philos. Library, New York, 1955.
PLENK, H. : *Das Metaphysische in Mathematik, Physik und Biologie.* Herold, Vienne-Munich, 1959.
RAPOPORT, A. : *Critiques of Game theory.* Behavioral Science, *4*, 49-46, 1959.
—— : *Theorie des Organismus.* Urban et Schwarzenberg, Munich et Berlin, 1959.
—— et al : *Discussion and reviews.* Behavioral Science 1, 303-326, 1956.
ROTHSCHUH, K.-E. : *Das Verfahren und die Entwicklungsstufen der Szientifikation.* Universitas, *14*, 521-527, 1959 b.
SALMAN, D.-H. : *La Bio-Philosophie récente.* Revue des Sciences Philosophiques et Théologiques, *33*, 390-419, 1949.
SHANNON, C.-E. et W. WEAVER. : *The Mathematical Theory of Communication.* University of Illinois, Urbana, 1949.
WAGNER, R. : *Das Regelproblem in der Biologie.* Thieme, Stuttgart, 1954.
WALTER, W.-G. In : J.M. Tanner et B. Inhelder (eds), *Discussion on Child Development.* Vol. 2L Tavistock, Londres, 1957.
WEAVER, W. : *A quarter century in the natural sciences.* Rockfeller Foundation Annual Report, 1958, pp. 3-122.
—— : *Science and Complexity.* Amer. Scientist, 36, 536-544, 1948.
WEISS, P. : *Cellular dynamics.* Review of Modern Physics, 31, II-20, 1959.

WERNER, G. : *Beitrag zur mathematischen Behandlung pharmakologischer Fragen Sitzber.* Akad. Wiss. Wien, Mathem. naturw. Kı. Abt. IIa, 156, 457-467, 1947.

WIENER, N. : *Cybernetics.* Wiley, New York et Paris.

ZACHARIAS, J.-R. : *Structure of physical science.* Science, 125, 427-428, 1957.

ZEIGER, K. : *Zur Geschichtt der Zellforschung und ihrër Begriffe.* In : F. Büchaer, E. Letterer, et F. Roulet (eds). : *Handbuch der Allgemein* Pathologie. II/i. Springer, Berlin-Gottingue-Heidelberg, 1955, pp. 1-16.

TABLE

Chapitre sixième — L'UNITÉ DE LA SCIENCE

ACHEVÉ D'IMPRIMER
LE 10 FÉVRIER 1961
PAR FIRMIN-DIDOT ET Cie
LE MESNIL-SUR-L'ESTRÉE
(EURE)

Imprimé en France
N° d'édition : 7945
Dépôt légal : 1er trimestre 1961. — 7648



La collection

AUX FRONTIÈRES DE LA SCIENCE

a pour but de traiter des problèmes scientifiques les plus actuels en les prenant au point, proche des frontières de la Science, où ils nous placent inéluctablement devant des options philosophiques.

Ces options seront abordées dans l'esprit le plus ouvert, sans négliger notamment les grandes questions qui concernent « l'homme et sa destinée ».

Les études qu'elle publiera s'intéresseront donc spécialement aux zones où la Science débouche dans l'inconnu, qui n'est pas forcément l'inconnaissable, et accule le savant à remettre parfois en question même les théories qui paraissaient les mieux fondées.

La collection « Aux Frontières de la Science » est dirigée par Marcelle de Jouvenel et Rémy Chauvin.

•

Vous trouverez au début du volume la liste des ouvrages publiés dans la collection.

12 NF + t. l.